This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

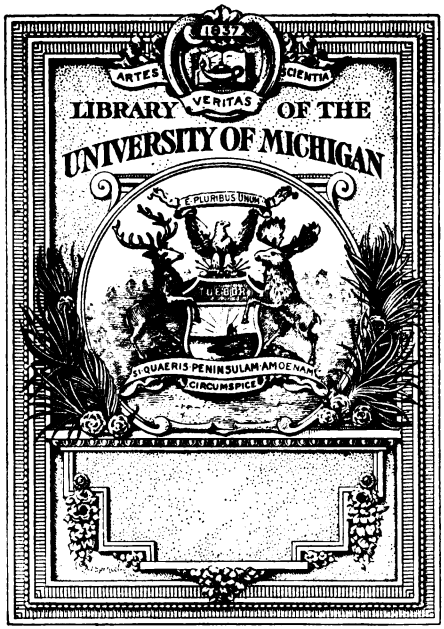
B 486751

Die Ameise

Schilderung ihrer Lebensweise

Von Dr. K. Escherich

Braunschweig
Friedr. Vieweg & Sohn


ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

QL
568
.F7
E74

8534

Die Ameise

Schilderung ihrer Lebensweise

Die Ameise

Schilderung ihrer Lebensweise

Von

Karl Escherich

Dr. med. et phil.

Privatdozent an der Universität Straßburg

Mit 68 in den Text eingedruckten Abbildungen

Braunschweig

Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn

1906

Alle Rechte,
namentlich dasjenige der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.

Published March 15, 1906.
Privilege of Copyright in the United States reserved under the Act approved March 3, 1905 by Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, Germany.

Meiner lieben Frau

Emilie geborene Vinnen

in dankbarer Verehrung

gewidmet.

Heelass 1-11-39 mJ 2
⊙ 15 Je 11 E.S.

Vorwort.

Mehr denn drei Dezennien sind verflossen, seit A. Forels grundlegendes Werk über die schweizerischen Ameisen erschienen. Seit jener Zeit hat — wohl hauptsächlich angeregt durch eben dieses Werk — das Interesse an diesen geselligen Tieren gewaltig zugenommen, und heute darf man wohl sagen, daß kaum ein anderes Insekt einer solch' allgemeinen und begeisterten Beliebtheit sich erfreut als die Ameise. Eine stattliche Reihe namhafter Biologen der verschiedensten Richtung (Zoologen, Physiologen, Psychologen usw.) arbeiten heute zusammen, einen Einblick in die intimsten Regungen der Ameisenseele zu gewinnen und die Kräfte aufzudecken, durch welche so viele Tausende von Einzelwesen zu einem geschlossenen Verband vereinigt und zu einem harmonischen Zusammenarbeiten geführt werden.

Von Jahr zu Jahr häufen sich die literarischen Erscheinungen auf diesem Gebiete, Entdeckung folgt auf Entdeckung, eine interessanter und überraschender als die andere, einerseits Lücken ausfüllend, andererseits frühere Anschauungen umstoßend oder verbessernd.

Für den Fernerstehenden ist es ganz unmöglich, dieser Hochflut auch nur einigermaßen zu folgen, und so wurde schon seit längerer Zeit eine dem heutigen Stande unseres Wissens entsprechende Darstellung des Ameisenlebens allerseits als dringendes Bedürfnis empfunden.

Der Zweck der vorliegenden Schrift ist, diesem Bedürfnis nachzukommen. Ich suchte ein Lebensbild der Ameise zu entwerfen, wie es den modernen Forschungsergebnissen gerecht wird, und welches, frei von allem phantastischen Beiwerk, lediglich auf bewiesenen Tatsachen fußt. Man erwarte also keinen Ameisenroman mit den grotesken Phantasien eines Büchner, mit sentimentalen Rührszenen und menschengleichen Heldengestalten, sondern lediglich eine einfache kritisch-referierende Darstellung des wirklich Beobachteten. Wie der Titel sagt, handelt das Buch ausschließlich von der Lebensweise der Ameise; ich habe

221142

daher Morphologie, Anatomie und Systematik nur kurz und fragmentarisch berührt, d. h. nur insoweit, als es für das Verständnis der Biologie erforderlich ist.

Was die Behandlung des Stoffes betrifft, so lag mein Bestreben nicht etwa darin, alles, was je über Ameisen mitgeteilt wurde, im einzelnen aufzuzählen, sondern ich trachtete vielmehr danach, durch kritische Auslese und Vermeidung von unnötigen Wiederholungen zu einer möglichst kurzen[1]) und prägnanten Darstellung zu gelangen. Denn dadurch kann die Übersichtlichkeit des Bildes nur gewinnen. Für diejenigen, welche tiefer in einzelne Gebiete eindringen wollen, ist jedem Kapitel ein ziemlich ausführliches Literaturverzeichnis beigegeben, in welchem die wichtigste einschlägige Literatur zu finden ist.

In dieser Form — so wage ich zu hoffen — dürfte mein Buch sowohl Naturfreunden, welche auf ihren Spaziergängen gelegentlich Ameisenbeobachtungen machen, als auch solchen, die sich selbst forschend betätigen wollen, in gleicher Weise nützlich sein. Sollten, angeregt durch diese Schrift, der Ameisenkunde neue Freunde zugeführt werden, so würde ich dies mit größter Freude begrüßen. Denn unendlich viel gibt's noch zu tun, überall stehen noch große Fragezeichen und harren noch wichtige Probleme der Lösung.

Schließlich sei es mir gestattet, allen Freunden, die mir bei der Bearbeitung dieses Buches behülflich waren, sei es durch Ratschläge oder durch Überlassung von Material oder Literatur, herzlichst zu danken. Den größten Dank schulde ich Herrn Dr. A. Ludwig, der mir seine Beihilfe beim Lesen der Korrekturbogen in reichstem Maße schenkte und der sich auch der großen Mühe unterzog, das Register zu verfassen. Endlich fühle ich mich auch den Herren Verlegern für ihr liebenswürdiges Entgegenkommen und die große Sorgfalt, die sie auf die Ausstattung des Buches verwandten, besonders verbunden.

[1]) Da vorliegende Schrift ursprünglich für die im gleichen Verlage erscheinende Sammlung naturwissenschaftlicher Monographien „Die Wissenschaft", für deren Bände ein begrenzter Raum vorgeschrieben ist, bestimmt war, so sind vielleicht manche Kapitel kürzer ausgefallen als erwünscht.

Straßburg i. Els., im Februar 1906.

K. Escherich.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 1

1. Systematisches 1
   Zahl der Arten, Gattungen und Unterfamilien. Variabilität. Übersicht über die Unterfamilien.
2. Geographische Verbreitung 3
3. Staatenleben 3
   Ameisenstaat organisch gegliedert. Ähnlichkeit zwischen Menschen- und Ameisenstaat nur äußerlich, auf Konvergenz beruhend.
4. Untersuchungsmethoden 4
   Beobachtung im Freien. Künstliche Nester: Lubbock-, Wasmann-, Fielde- und Janet-Nest. Anwendung der verschiedenen Nestformen. Besetzung der Nester. Experimentelle Untersuchungsmethoden.
5. Geschichtliches 10
   Die wichtigsten Förderer der Ameisenkunde. Die besonderen Verdienste August Forels.

Literatur 11

Erstes Kapitel.

Morphologie und Anatomie.

A. Morphologie 13

1. Der Kopf 13
   a) Oberkiefer (Mandibeln). b) Unterkiefer (Maxillen). c) Unterlippe (Labium). d) Hypopharynx. e) Infrabuccaltasche. f) Oberlippe (Labrum). g) Die Fühler (Antennen). h) Die Seitenaugen. i) Die Stirnaugen.
2. Der Brustabschnitt 18
   Zusammensetzung der Brust aus Pro-, Meso-, Metathorax und Epinotum. Verschmelzungen der Teilstücke. Anhänge des Thorax. Tibiotarsaler Putzapparat.
3. Das Abdomen 20
   Das Stielchen (Petiolus). Der eigentliche Hinterleib (Gaster).

B. Anatomie 21

1. Der Darmkanal 21
   Die Abschnitte desselben. Der Pumpmagen. Ausbrechen der Nahrung.
2. Die Drüsen 23
   a) Die Drüsen der Mund- und Pharyngealregion: Mandibular-, Maxillar- und Labialdrüsen. b) Thorakale Drüsen. c) Abdominale Drüsen: Giftdrüsen und Analdrüsen.

Seite
3. Das Nervensystem 28
Bau des Gehirns. Die „pilzhutförmigen Körper".
4. Die Geschlechtsorgane 30
Die weiblichen Organe. Die Geschlechtsorgane der Arbeiterinnen.
Literatur 31

Zweites Kapitel.

Polymorphismus.

Definition von Polymorphismus 33
1. Die drei typischen Formen 34
a) Männchen (♂) und Weibchen (♀). b) Weibchen (♀) und Arbeiter (☿).
2. Atypische Formen und weitere Formspaltungen 35
Die verschiedenen männlichen Formen 35
a) Degenerierte, b) ergatomorphe Männchen.
Die verschiedenen weiblichen Formen 36
1. Mikrogynen, 2. β-Weibchen, 3. makronote brachyptere, 4. dichthadoide, 5. ergatoide Weibchen, 6. Pseudogynen.
Die verschiedenen Arbeiterformen 39
1. Inkompletter Polymorphismus. 2. Kompletter Dimorphismus, Soldat. 3. Makroergaten. 4. Gynäkoide Arbeiter. 5. Honigträger. 6. Parasitärer Dimorphismus, mermitophore Arbeiter.
Ergatogyne Zwischenstufen 43
Hermaphroditen 44
3. Funktionen der verschiedenen Formen; Arbeitsteilung 45
Funktionen der Geschlechtstiere, der Arbeiter und der Soldaten. Unabhängig vom Polymorphismus bestehende Arbeitsteilung.
4. Entstehung des Polymorphismus 48
a) Phylogenie 48
Geflügeltsein der primäre Zustand. Differenzierung kann nur allmählich, nicht sprungweise geschehen sein.
b) Ontogenie 49
Geschlechtsbestimmung. Differenzierung in Weibchen und Arbeiter. Theorie des blastogenen und trophogenen Polymorphismus. Wasmanns „parasitische Pseudogynen-Lomechusa-Theorie". Emerys Wachstumsgesetze.
Literatur 54

Drittes Kapitel.

Fortpflanzung.

1. Befruchtung 56
Hochzeitsflug. Schwarmbildung. Verlassen sämtliche jungen Geschlechtstiere das heimatliche Nest? Das Schicksal der ausgeflogenen Geschlechtstiere.
2. Gründung neuer Kolonien 62
Die verschiedenen früheren Anschauungen darüber.
a) Koloniegründung durch ein oder mehrere Weibchen derselben Art . . 63
Abwerfen der Flügel. Herstellung des Brutraumes („Kessel"). Brutpflege. Instinktsänderungen nach dem Erscheinen der ersten Arbeiterinnen.
b) Koloniegründung mit Hilfe von Allianzen 68
Allianz- und Adoptionskolonien.
c) Koloniegründung durch Spaltung 68
Allmähliche und spontane Spaltung.

Seite

3. Weiterentwickelung und Verfall der Kolonien 69
a) Wachstum der Kolonien 69
Tempo und Grenzen des Wachstums abhängig von der spezifischen Fruchtbarkeit, der Zahl und der Lebensdauer der Weibchen. Volksreichtum der Staaten. Millionenstaaten.
b) Kolonientod 71
4. Metamorphose und Brutpflege 72
a) Eistadium 72
Vorgang der Eiablage. Wachstum der Eier. Dauer des Eistadiums. Viele Eier werden aufgefressen.
b) Larvenstadium 73
Form der Larven. Mundteile. Hautanhänge. Verschiedene Formen der Haare. Schutz- und Hafthaare. Ernährung der Larven mit flüssiger und fester Nahrung. Dauer des Larvenstadiums.
c) Puppenstadium 77
Nackte Puppen und Kokonpuppen. Kokonspinnen. Mithilfe der Arbeiter beim Ausschlüpfen. Dauer des Puppenstadiums.
Literatur 79

Viertes Kapitel.

Nestbau.

Große Mannigfaltigkeit der Nester 81
Anpassungsfähigkeit der Ameisen. Zweigniederlassungen. Zusammengesetzte Nester. Nestwechsel. Anpassung der Nester an den Temperaturwechsel. Einteilung der Nester.
A. Dauernester 84
1. Erdnester 84
Bau der Erdnester. Bedeutung der Kammern.
a) Rein minierte Erdnester 85
b) Kraternester 86
c) Nester unter Steinen 86
d) Kuppelnester 87
Die Art des Bauens. Bedeutung der Kuppeln als Wärmefänger.
e) Schwebende Nester. Ameisengärten 90
2. Holznester 90
3. Marknester 91
4. Kombinierte Nester 91
Ameisenhaufen. Konstruktion und Bedeutung derselben. Forels „Théorie des dômes“. Verschiedenheit der Form und des Materials.
5. Nester in schon vorhandenen Höhlungen 93
6. Kartonnester und gesponnene Nester 94
Verschiedenheit des Kartons, der Form und Größe der Nester. Gesponnene Nester. Der Gespinstfaden stammt von den Larven, welche die Arbeiter als Spinnrocken benutzen.
7. Zusammengesetzte Nester 101
8. Nester der gemischten Kolonien 102
B. Wanderneste 102
C. Nebenbauten 103
Offene und überwölbte Straßen. Blattlaus-Pavillon. Futterhäuser.
Literatur 104

Fünftes Kapitel.

Ernährung.

Seite

1. Allgemeines über die Aufnahme, Verteilung und Beschaffung der Nahrung 107
2. Besonderheiten der Ernährungsweise 110
   Instinktives Rechnen mit der Zukunft.
   a) Tierische Exkremente und Exkrete als Nahrung 110
      Vorliebe der Ameisen für Blattläuse. Pflege und Schutz der Blattläuse durch die Ameisen. Schildläuse. Lycaeniden (Schmetterlings)-Raupen. Exsudate der „echten Ameisengäste" lediglich Luxus.
   b) Die Honigameisen 113
      Das Holen des Honigs. Das Aufspeichern desselben in den lebenden „Honigtöpfen".
   c) Die Körnersammler 115
      Eintragen der Körner. Aufstapeln derselben in den Kornkammern. Behandlung der Körner und Verhinderung der Keimung. Malzfabrikation. Arbeitsteilung. Die nordamerikanischen Körnersammler. Die „ackerbautreibende Ameise" Lincecums.
   d) Die Pilzzüchter 118
      Schneiden der Blätter und Verarbeitung derselben zu Blattmus. Der Pilz Rozites gongylophora. „Kohlrabi". Stellung des Pilzes im System. Verbreitung des Pilzes durch die ausfliegenden Weibchen. Erste Düngung des Pilzes mit den Exkrementen des Weibchens. Phylogenie der Pilzzucht.

Literatur 122

Sechstes Kapitel.

Verschiedene Lebensgewohnheiten.

1. Reinigung 124
   a) Persönliche Reinigung 124
      Reinlichkeit Bedingung des Gesellschaftslebens. Reinigungsapparat. Gegenseitige Reinigung.
   b) Reinigung der Brut 125
   c) Reinigung des Nestes 125
      Auf dem Reinlichkeitssinn beruhen die „Begräbnisse" und die „Brückenbauten".
2. Schutz- und Verteidigungsmaßregeln 127
   a) Soziale Verteidigung und sozialer Schutz 127
      Bewachung des Nestes. Sicherung der Brut. Schutzmaßregeln der Wanderameisen. Verhalten der Ameisen gegen Überschwemmungen. Alarmsignale.
   b) Persönliche Verteidigung 129
      Verschiedenes Benehmen der einzelnen Individuen bei Angriffen. Sich-tot-stellen. Springende Ameisen.
3. Kämpfe 131
      Veranlassung der Kämpfe. Verschiedenheit der Kampfesweise. Abhängigkeit der Heftigkeit von der Temperatur und des Mutes von der Individuenzahl. Ende der Kämpfe. Friedensschlüsse.
4. Wanderungen 133
   a) Gelegentliche Wanderungen (Umzüge) 133
      Ursache derselben. Gegenseitiger Transport.

Seite
b) Periodische Wanderungen 134
Winter- und Sommernest.
c) Wanderungen der Dorylinen 134
5. Krankenpflege, Spiele usw. 135
a) Krankenpflege 135
b) Spiele 136
c) Versammlungen 137
Literatur 137

Siebentes Kapitel.

Beziehungen der Ameisengesellschaften zueinander und zu anderen sozialen Insekten (Termiten).

(Soziale Symbiose).

A. Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen 139
Definition.
1. Zusammengesetzte Nester 140
a) Zufällige Formen 140
„Rein zufällige" und „minder zufällige Formen". Forels Parabiose.
b) Gesetzmäßige Formen 141
α) Diebsameisen 141
Solenopsis fugax Ltr.
β) Gastameisen 143
Formicoxenus nitidulus Nyl. Leptothorax emersoni Wheel.
2. Gemischte Kolonien 145
Definition. Die gleichen Gesetze für „Herren" und „Sklaven". Verschiedenheit der gemischten Kolonien. Veranlassung zur Bildung solcher. Phylogenetische Stufen.
Erste Stufe (Formica consocians und truncicola) 146
Zweite Stufe (Formica truncicola) 146
Dritte Stufe (Formica wasmanni) 146
Vierte Stufe (Formica sanguinea) 146
Fünfte Stufe (Polyergus, die Amazone) 148
Höchste Entwickelung des Sklavereiinstinktes und der Kriegstaktik.
Sechste Stufe (Strongylognathus cristophi und huberi) 151
Siebente Stufe (Strongylognathus testaceus) 152
Achte Stufe (Anergates atratulus) 153
Tomognathus sublaevis 155
Anhang. Künstlich gemischte Kolonien 156
B. Ameisen und Termiten 157
Diebsameisen. Parabiose. Phylakobiose.
Literatur 158

Achtes Kapitel.

Die Beziehungen der Ameisen zu nichtsozialen Tieren.

(Individuelle Symbiose, Myrmekophilie).

Verdienste Wasmanns um die Myrmekophilenkunde. Definition des Begriffs „myrmekophil".
A. Aktive Beziehungen (Trophobiose) 161
B. Passive Beziehungen (Myrmekophilie im engeren Sinne) 162
Wesen der Myrmekophilie. Einteilung der Myrmekophilen in vier Kategorien.

Seite

1. Synechthrie 163
2. Synoekie 164
   Verschiedene Gründe der indifferenten Duldung. Positive und negative Duldung. Das Treiben der Synoeken. Der den Ameisen erwachsende Schaden. Zahl der Synoeken.
3. Symphilie 166
   Verschiedene Grade der Symphilie. Grundlage der Symphilie. Trichome und andere symphile Anpassungscharaktere. Das Treiben der Symphilen. Symphilie eine soziale Krankheit. Zahl der Symphilen.
4. Ekto- und Entoparasiten 172
   Entoparasiten. Verbindung von Entoparasitismus mit Symphilie. Ektoparasiten. Syntrophie. Verbindung von Ektoparasitismus mit Symphilie.

Literatur 175

Neuntes Kapitel.

Beziehungen der Ameisen zu den Pflanzen.

1. Die Ameisen als Pflanzenschädlinge 177
   In den temperierten Zonen. In den Tropen.
2. Die Ameisen als Verteidiger der Pflanzenwelt 178
   Ausgiebige Vertilgung von Pflanzenschädlingen durch Ameisen. Verwendung der Ameisen als Pflanzenschutz bei den Chinesen und Javanern. Myrmekophile Pflanzen.
3. Die Ameisen als Züchter und Verbreiter der Pflanzen 186
4. Die Pflanzen als Feinde der Ameisen. — Die Ameisen als Hügelbildner 187

Literatur 189

Zehntes Kapitel.

Psychologie.

Die verschiedenen Anschauungen über die geistigen Fähigkeiten der Ameisen . 190

Die Sinne der Ameisen 191
   Geruchssinn qualitativ verschieden von dem menschlichen („topochemischer Geruchssinn"). Gesichtssinn. Geschmackssinn. Tastsinn. Gehörsinn.

Das Großhirn der Ameise 193
   Das Großhirn als Assoziationszentrum. Folgen von Verletzungen des Großhirns.

Wie erkennen sich die Ameisen? 194
   Hauptsächlich mit Hilfe des topochemischen Geruchssinns. Beruht das Erkennen auf einem Chemoreflex oder auf wirklichen Geruchswahrnehmungen? Bethes Badeexperimente. Wasmanns Kontrollexperimente.

Wie finden die Ameisen ihren Weg? 197
   Der topochemische Geruchssinn spielt dabei die Hauptrolle. Der Gesichtssinn ist in verschiedenem Maße beteiligt. Bethes Polarisationstheorie. Wasmanns Einwände. Bethes Reflextheorie ist unzureichend.

Seite

Besitzen die Ameisen Mitteilungsvermögen? 202
Fühlersprache. Wörterbuch der Fühlersprache. Lubbocks und Wasmanns Beweise für das Vorhandensein eines Mitteilungsvermögens. Mitteilung durch Schlagen mit dem Kopf und den Beinen. Lautsprache (Alarmsignale).

Besitzen die Ameisen ein formelles Schlußvermögen? 205
Viele Tatsachen scheinen dafür zu sprechen. Die Experimente Lubbocks, Wasmanns, Bethes usw. beweisen das Gegenteil. Marshalls Anthropomorphismus.

Literatur 209

Anhang.

Übersicht über die in Deutschland einheimischen Ameisen.

A. Die Unterfamilien 212
B. Die Gattungen 213
C. Die Arten 214

Namenregister 224

Sachregister 227

Druckfehler.

Seite 17, Zeile 16 und 21 von oben lies: Labrum ſtatt Labium.
Seite 17, Zeile 19 von oben lies: Stellung ſtatt Stelle.
Seite 25, Zeile 22 von unten lies: interſegmentalen ſtatt intraſegmentalen.
Seite 32, Zeile 5 von unten und Seite 57, Zeile 2 der Anmerkung lies: Mayr ſtatt Mayer.
Seite 36, Zeile 3 von oben lies: Fig. 50 ſtatt Fig. 49.
Seite 93, Zeile 16 von unten lies: Fig. 66 ſtatt Fig. 59.
Seite 119, Figurenerklärung und Seite 120, Zeile 1 von oben lies: Rozites ſtatt Rhozites.

Verzeichnis der Abbildungen.

Seite

1. Lubbock-Neſt im Querſchnitt 5
2. Wasmann-Neſt 6
3. Fielde-Neſt 6
4. Janet-Neſt in Viehmeyerſcher Montierung 7
5. Längsſchnitt durch eine Ameiſe (Myrmica rubra L.), ſchematiſiert 14
6. Kopf von Camponotus ligniperdus Ltr. ☿, Vorderſeite 13
7. A Mandibel mit Kaurand (von Formica sanguinea Ltr.) 15
   B Mandibel ohne Kaurand (von Polyergus rufescens Ltr.) 15
8. Maxille von Formica pratensis de Geer ☿ 16
9. Unterlippe (Labium) und Hypopharynx von Formica spec. 16
10. Thorax verſchiedener Ameiſen 19
    A von Streblognathus aethiopicus F. Sm. ♂ (Ponerine),
    B von Platythyrea conradti Em. ♂ (Ponerine),
    C von Camponotus fulvipilosus F. ☿,
    D von Paraponera clavata Oliv. ♂.
11. Tibiotarſaler Putzapparat von Myrmica rubra L. 20
12. Pumpmagen 22
    A von Camponotus spec.,
    B von Plagiolepis spec.
13. Frontalſchnitt durch den Kopf von Myrmica rubra L. 24
14. Giftapparat 26
    A von Formica rufibarbis ☿,
    B von Myrmica laevinodis ☿.
15. A Analdrüſe von Bothriomyrmex meridionalis ☿ 27
    B Topographie der Kloakengegend derſelben Ameiſenart 27
16. Schematiſcher Durchſchnitt durch das Gehirn (Oberſchlundganglion) von Lasius fuliginosus Ltr. ☿, ♀ und ♂ 29
17. A Ovarium von Leptothorax emersoni Wheel ♀ 30
    B Schematiſcher Längsſchnitt durch den weiblichen Ausführweg 30
18. Die drei typiſchen Formen: Männchen, Weibchen und Arbeiter von Camponotus ligniperdus Ltr. 33
19. Dorylus conradti Em. 37
    A dichthadoides Weibchen,
    B größter Arbeiter,
    C kleinſter Arbeiter.

Seite

20. Leptogenys elongata Buckl. 37
A ergatoides Weibchen,
B normaler Arbeiter.

21. Formica sanguinea 38
A Pseudogyne,
B normaler Arbeiter,
C befruchtetes Weibchen.

22. Inkompletter Arbeiterpolymorphismus von Pheidologeton diversus 39
A großer Arbeiter,
B mittlerer Arbeiter,
C kleiner Arbeiter.

23. Kopfformen verschieden großer Arbeiter von Anomma wilwerthi 40

24. Verschiedene Soldaten 41
A Pheidole pallidula Nyl., links ♀, rechts ♃,
B Kopf des Soldaten von Myrmecocytus bombycinus,
C Colobopsis abditus Forel.

25. Honigträger von Myrmecocystus melliger var. hortus deorum Mc. Cook . 42

26. A Mermitophorer Arbeiter von Pheidole commutata Mayr 42
B Kopfform eines mermishaltigen (links) und eines normalen (rechts) Arbeiters von Odontomachus haematodes 42

27. Allmählicher Übergang vom Weibchen zum kleinsten Arbeiter bei Leptothorax emersoni Wheeler 43

28. Kopf eines Hermaphroditen von Azteca instabilis Sm. 44

29. Hermaphroditische Geschlechtsorgane von Polyergus rufescens 45

30. Verschiedene Ameisenlarven 74
A Stigmatomma pallidipes Rog.,
B Odontomachus haematodes L.,
C Ponera coarctata Ltr.,
D Solenopsis geminata Fb.,
E Sima natalensis.

31. Kopf- und Mundteile von Ameisenlarven (links Ansicht von vorn, rechts seitliche Ansicht) 75
A Diacamma geometricum,
B Camponotus vitreus.

32. Verschiedene Formen von Hafthaaren 75

33. A Bruchstück der Kuppel eines Erdnestes von Lasius niger 88
B senkrechter Durchschnitt eines Nestes von Tapinoma erraticum 88

34. 1. Kugelförmiger Ameisengarten mit vielen Keimpflanzen 89
2. Kleiner Ameisengarten in der Zweiggabel einer Cordia 89

35. A Durchschnitt eines in einem Birnbaumast eingemeißelten Nestes von Colobopsis truncata Spin. 90
B Öffnung des Nestes mit dem als Tür funktionierenden Soldaten 90

36. A Kartonnest von Azteca trigona subsp. mathildae Forel 95
B Bartartig herabhängende Kartonstalaktiten von Azteca barbifex Forel . 96

37. Kartonnest von Polyrhachis spec. 97

38. A Blattnest von Oecophylla smaragdina 98
B Reparatur eines Spaltes im Nest von Oecophylla smaragdina 99
C Oecophylla-♀, eine Larve als Spinnrocken benutzend 100

39. Hinterleib eines Honigträgers von Myrmecocystus melliger 113

40. A In der Gefangenschaft innerhalb dreier Tage auf einem Teller erbauter Pilzgarten der Schlepperameise 119

Seite

B Kohlrabi von Rozites gongylophora Möll. 119
C Kohlrabi des Pilzes von Cyphomyrmex strigatus 119
41. Halbschematischer Sagittaldurchschnitt durch den Kopf eines Atta-Weibchens kurz nach dem Verlassen des elterlichen Nestes 120
42. A Eier und Pilz 2 × 24 Stunden nach dem Hochzeitsflug 120
B „ „ „ 3 × 24 „ „ „ „ 120
C „ „ „ 7 × 24 „ „ „ „ 120
D 10 Tage alter Pilzgarten 120
43. Düngung des Pilzgartens 121
A die Mutterameise führt den Pilzflocken zum Aster,
B die Mutterameise fügt den gedüngten Pilzflocken dem Pilzgarten wieder ein.
44. Verschiedene Stellungen bei der „Toilette" 124
45. Odontomachus haematodes L. mit geöffneten Mandibeln 130
46. Transport von Nestgenossen bei Umzügen usw.; zwei verschiedene Haltungen 133
47. Solenopsis fugax Ltr. 142
A Männchen,
B Weibchen,
C Arbeiter,
D Nest mit den „Diebspfaden" (schmalen Gängen), welche mit den breiten Gängen der Wirtsameise kommunizieren.
48. Nest von Leptothorax emersoni in dem Nest von Myrmica brevinodis . . 144
49. Kopf von Strongylognathus testaceus Schenk 152
50. Anergates atratulus 153
A die beiden Geschlechtstiere (links ♂, rechts trächtiges ♀),
B Mundteile.
51. Trilobitideus spec. (Käfer, Staphyline) als Beispiel des „Trutztypus" . . 164
52. Atelura formicaria Heyd. (Lepismatide) bei zwei sich fütternden Ameisen . 165
53. Claviger spec. (Symphile) 167
54. Transport eines Paussus durch eine Pheidole-☿ 168
55. Zungenbildung verschiedener myrmekophiler Staphylinen 168
A von Dinarda hagensi Wasm.,
B von Myrmedonia funesta Grv.,
C von Atemeles paradoxus Grv.,
D von Xenodusa cava Lec.,
E von Lomechusa strumosa L.
56. Mimeciton pulex Wasm. (Käfer), Beispiel einer hochgradigen Mimikry . . 169
57. Fütterung eines Atemeles durch seine Wirtsameise (Myrmica) 169
58. Oxysoma oberthüri an seinem Wirt (Myrmecocystus viaticus) leckend . . 170
59. Verschiedene Ektoparasiten der Ameisen 174
A Antennophorus an der Unterseite des Kopfes eines Lasius-☿ sitzend,
B Thorictus foreli an dem Fühlerschaft eines Myrmecocystus-☿,
C Phoriden-Larve am Halse einer Pachycondyla-Larve sitzend.
60. A Schnitte aus Cuphea-Blättern, in 4 bis 5 Minuten von Atta discigera ausgeführt 177
B Atta discigera, an einer geplünderten Pflanze mit Schnittstücken herabsteigend 177
61. Längsgespaltenes Stück eines jungen Cecropia-Stammes. Zentrale Höhlung mit von den Ameisen durchbohrten Querfächern 181
62. Gipfel eines jungen Cecropia-Stammes 182
63. Müllersche Körperchen in verschiedenen Entwickelungsstadien 182

Seite

64. Acacia sphaerocephala 183
I. Stammstück mit den hohlen von Ameisen bewohnten Dornen und einem Blatt,
II. Einzelnes Blattfiederchen.

65. Verschiedene myrmekophile Pflanzen 183
1. Ficus inaequalis,
2. Triplaris americana, links jung, rechts alt,
3. Humboldtia laurifolia.

66. Myrmecodia echinata. Knollen der Länge nach durchschnitten 184

67. Tococa lancifolia. Blattbasis mit Schläuchen 185

68. Schematische Darstellung der Polytrichum- und Sphagnum-Invasion in einen Ameisenhaufen 188

Einleitung.

1. Systematisches.

Die Ameisen gehören zu der Insektenordnung der Hymenopteren (Hautflügler). Sie bilden eine sehr große Familie (Formicidae) und zählen nicht weniger als etwa 5000 beschriebene Arten (Spezies), Unterarten (Subspezies) und Varietäten. Dieselben verteilen sich auf etwa 170 Gattungen, und diese wieder auf fünf Unterfamilien: die Ponerinen, Dorylinen, Dolichoderinen, Myrmicinen und Camponotinen. Die Unterschiede, welche diese Subfamilien trennen, betreffen nicht nur das äußere Chitinskelett, sondern auch die innere Organisation (Bau des Giftapparates, des Pumpmagens usw.), wie aus der umstehenden Übersichtstabelle zu ersehen ist.

Die meisten Ameisenarten zeichnen sich durch eine ungeheure Variabilität aus. „Die Zahl der Varietäten und der geographischen Rassen oder Subspezies ist bei den Ameisen Legion. Feinste Nuancierungen verbinden größere Formengruppen in einer Weise, die den Systematiker fast in die gleiche Verzweiflung bringt, wie die Gattung Hieracium den Botaniker. So z. B. kann man in der mächtigen, in der ganzen Welt verbreiteten Formengruppe, die unter dem Artnamen Camponotus maculatus Fb. vereinigt ist, und welche ungeheuer extreme, voneinander enorm abweichende Formen enthält, nirgends eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Formen finden. Sobald man aus einem Lande eine neue Rasse der C. maculatus erhält, so ist man sicher, daß weitere Forschungen allmähliche Übergänge zu anderen Rassen und Varietäten bald zutage fördern. Deshalb mußte man darauf verzichten, innerhalb dieses Formenkreises Arten zu gründen. Eine ungeheure Zahl Rassen werden hier durch eine noch größere Anzahl fein nuancierter Varietäten in Form, Größe, Farbe, Behaarung, Skulptur usw. miteinander verbunden. Man war dadurch gezwungen, zum Quadrinominalsystem zu greifen und z. B. folgende Namen zu geben: Camponotus maculatus F. r. oertzeni For. var. escherichi Em. Angenehm ist das nicht, aber diese Schwerfälligkeit ist besser als eine scheinbare Vereinfachung, die den Tatsachen Gewalt antut“ (Forel 1904).

Aber trotz dieser riesigen Variabilität besitzen die einzelnen Rassen und Varietäten dennoch eine Konstanz, wie sie sonst kaum zu finden ist. Denn in den weitaus meisten Fällen zeigen die Mitglieder der gleichen Kolonien auch die gleichen Merkmale, so daß also die eigentlichen zoologischen Varietäten nicht rein individuell sind, sondern jedesmal ganze Kolonien umfassen.

Übersicht über die Hauptcharaktere der fünf Unterfamilien.
(Nach Emery.)

I. Kloakenöffnung spaltförmig; Stachel stets ausgebildet, wenn auch mehr oder weniger rudimentär; Giftblase mit Knopf.

A. Stachel stets vollkommen entwickelt und funktionsfähig. Stielchen entweder ein- oder zweigliederig; im ersteren Falle das erste eigentliche Abdominalsegment an seinem Hinterrand gewöhnlich eingeschnürt; Pumpmagen sehr einfach (ohne Kelch, Klappen, Kugel usw.).

a) Puppen mit Kokon; Stielchen meistens eingliederig, selten zweigliederig; im letzteren Falle die Stirnleisten einander sehr genähert, die Insertion der Fühler nicht bedeckend (Dorylini).

α) Stirnleisten einander stark genähert, meistens vertikal, die Insertion der Fühler nicht bedeckend; Stielchen ein- oder zweigliederig; männliche Genitalanhänge völlig rückziehbar, Subgenitalplatte gespalten; Cerci fehlen. Subfamilie Dorylini.

β) Stirnleisten getrennt oder genähert, im letzteren Falle vorne plattenförmig erweitert und die Insertion der Fühler bedeckend; Stielchen stets eingliederig; männliche Genitalanhänge nur unvollständig rückziehbar; Subgenitalplatte nicht gespalten; Cerci vorhanden. Subfamilie Ponerini.

b) Puppen nackt; Stielchen stets zweigliederig; Stirnleisten mehr oder weniger weit voneinander getrennt. Subfamilie Myrmicini.

B. Stachel rudimentär (ausgenommen Aneuretus Em.); Stielchen eingliederig; eigentliches Abdomen ohne Einschnürung zwischen erstem und zweitem Segment; Giftdrüse manchmal rudimentär, dafür aber stets kräftige Analdrüsen ausgebildet; Pumpmagen kompliziert (mit Kelchglocke, Kugel usw.). Subfamilie Dolichoderini.

II. Kloakenöffnung rund mit einem Haarkranz umgeben; Stachel fehlend bzw. umgebildet zu einem Stützapparat für die Wände der Giftdrüse; letztere eine Giftblase „mit Polster" besitzend; Stielchen stets eingliederig; eigentliches Abdomen ohne Einschnürung zwischen erstem und zweitem Segment. Subfamilie Camponotini.

Eine Übersicht über die in Deutschland vorkommenden Ameisen folgt unten im Anhang.

Der Ameisenurform am nächsten stehend sind entschieden die Ponerinen; von diesen nahmen die übrigen vier ihren Ursprung, und wahrscheinlich ganz unabhängig voneinander. Die Dolichoderinen entstanden von den Ponerinen durch allmähliche Ausbildung des Pumpmagens und Rudimentärwerden des Giftapparates, der beinahe gänzlich durch die Analdrüsen ersetzt wird (vgl. Kap. I). Eine sehr schöne Zwischenform zwischen Dolichoderinen und Ponerinen bildet die Gattung Aneuretus Em., welche einerseits typische Dolichoderinencharaktere besitzt, andererseits aber einen deutlichen Stachel. Die Dorylinen lassen sich am besten von der Ponerinengattung Cerapachys ableiten; sie haben keinerlei Beziehungen zu den übrigen drei Subfamilien, denn die Übereinstimmung des zweigliederigen Stielchens (von Eciton usw., s. Übersicht) mit dem der Myrmicinen ist lediglich als Konvergenzerscheinung aufzufassen. Die Myrmicinen zweigten sich wahrscheinlich von der Ponerinengattung Myrmecia oder Cerapachys ab und machten ihre Entwickelung ebenfalls ohne jede Beziehung zu den übrigen Subfamilien durch. Noch recht zweifelhaft und unklar bleibt die Abstammung der Camponotinen; bezüglich der Umbildung des Pumpmagens finden sich wohl manche Zwischenformen, dagegen ist die vollkommene Umbildung des Giftapparates („Giftblase mit Polster" usw., s. Kap. I) bis jetzt noch total unverständlich (vgl. Forel 1903).

„Die meisten Rassen und deutlicheren Varietäten sind geographisch, d. h. gewissen Bezirken eigen, andere dagegen mehr physikalischen oder chemischen Bedingungen des Bodens, des Klimas usw. angepaßt. Recht oft kann man bei Ameisen sehen, daß eine Art, die in gewissen Gegenden konstant ist (z. B. Tetramorium caespitum L. in Zentral- und Nordeuropa), in anderen Gegenden in zahlreiche Varietäten und Rassen zerfällt (die genannte Art in den Mittelmeerländern). Wiederum findet man Subspezies, welche in gewissen Gegenden scharf getrennt erscheinen, in anderen dagegen durch eine ununterbrochene Varietätenserie ineinander übergehen." (Forel 1904.)

2. Geographische Verbreitung.

Die geographische Verbreitung der Ameisen ist ungemein ausgedehnt und erstreckt sich über alle Länder zwischen den beiden Polarkreisen. Die höchste Entwickelung des Ameisenlebens finden wir innerhalb des Tropengürtels, wo die Ameisen eine Großmacht, mit welcher Tier- und Pflanzenwelt wohl zu rechnen hat, darstellen. Von den Wendekreisen gegen die Polarkreise nimmt die Zahl und Bedeutung der Ameisen mehr und mehr ab. Die Ameisenfaunen decken sich im allgemeinen mit denjenigen der übrigen landbewohnenden Tiere; so finden wir z. B. eine große Verwandtschaft zwischen der nearktischen und paläarktischen Fauna, dagegen eine ebensogroße Verschiedenheit zwischen der nearktischen und neotropischen, der neotropischen und äthiopischen Fauna usw. Besonders merkwürdig ist die Übereinstimmung der arktischen und antarktischen Ameisenfauna, so z. B. zeigen die antarktischen Melophorus-Arten eine große Ähnlichkeit mit den arktischen Lasius-Arten. Jedoch beruht diese Ähnlichkeit sicher nicht auf Stammesverwandtschaft, sondern auf Konvergenz, hervorgerufen durch Klima usw. (Forel).

Auffallend ist die große Zahl der Kosmopoliten unter den Ameisen; es hängt dies mit deren Lebensweise zusammen, welche eine Verschleppung sehr begünstigt. Fortwährend reisen eine Anzahl Ameisen auf Schiffen und infizieren besonders die Inseln, deren „Lokalfauna sie oft derart zerstören, daß manche insulare Ursprungsfauna bereits nicht mehr existiert, so auf den Sandwichinseln, Réunion usw.". Am reichlichsten geschieht die Verschleppung durch Pflanzen; Forel bekam aus der Pflanzenschutzstation in Hamburg in zwei Jahren nicht weniger als 29 verschiedene auf diese Weise importierte exotische Ameisenarten, darunter eine aus Tasmanien zurück importierte europäische Art [1]).

3. Staatenleben.

Alle Ameisen bilden Gesellschaften (auch „Staaten" oder „Kolonien" genannt). Der Ameisenstaat ist organisch gegliedert, d. h. er wird zusammengesetzt von mehreren (gewöhnlich drei) mit verschiedenen körperlichen und psychischen Eigenschaften ausgestatteten „Kasten": Männchen (♂♂), Weibchen (♀♀) und Arbeiter (☿☿). Letztere, die eine sekundäre Entwickelungs-

[1]) Bezüglich Einzelheiten verweise ich auf die unten zitierte Arbeit von Stoll.

form der Weibchen darstellen, bilden weitaus die Hauptbevölkerung jedes Staates. Die Geschlechtsformen treten dagegen numerisch weit in den Hintergrund. Wenn auch die Zahl der Königinnen (d. h. befruchtete entflügelte Weibchen) nicht wie bei den Bienen streng auf 1 fixiert ist, sondern meistens mehr beträgt (5, 10, ja in ganz großen Staaten bis 60), so bleibt sie doch stets verschwindend klein gegenüber der Zahl der Arbeiterinnen. Männchen befinden sich überhaupt nur ganz kurze Zeit im Staate, da sie schon wenige Tage nach dem Auskriechen ihr Nest auf Nimmerwiedersehen verlassen, um die einzige ihnen zukommende Pflicht, die Befruchtung, zu erfüllen.

Stimmen nun einerseits die meisten Ameisenstaaten in diesen Grundlagen mehr oder weniger überein, so zeigen sie doch andererseits bezüglich der Einzelheiten der Sitten, der Höhe der „Kultur" usw. gewaltige Unterschiede.

Es gibt einerseits sehr primitive Ameisenstaaten mit nur schwach ausgeprägter, andererseits aber auch solche mit weitgehendster Arbeitsteilung, Staaten, die eine hohe Organisation erkennen lassen, die es zu einer hohen „Kultur" gebracht haben. Wir werden Ameisen kennen lernen, welche richtige Viehzucht, andere, welche Gartenbau treiben, und wieder andere, die der Sklaverei obliegen, Kriege führen, Bündnisse schließen usw. Die Analogien der Ameisenkultur mit der menschlichen Kultur sind oft geradezu frappierend, so zwar, daß unkritische Köpfe ganz übersehen haben, daß es sich nur um Analogien handelt und den Ameisen kurzweg *menschliche Motive* für ihre Handlungen untergelegt haben. Die Absurdität dieses anthropomorphistischen Standpunktes ist jedem Einsichtigen klar. Man braucht nur den enormen Unterschied zwischen Ameisen- und Menschengehirn zu beachten, um einzusehen, daß es sich nur um *rein äußerliche Ähnlichkeiten* handeln kann. Dieselben beruhen auf „Konvergenzerscheinungen, deren komplizierter Zusammenhang in beiden Fällen (Ameise und Mensch) durch das Faktum der sozialen Gemeinschaft lebender Gehirne hervorgerufen wird" (*Forel*). Näheres darüber siehe unten Kap. X.

4. Untersuchungsmethoden.

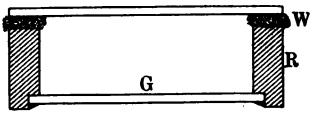
Um das Ameisenleben kennen zu lernen, ist es vor allem nötig, die Ameisen fleißig in der freien Natur unter ihren natürlichen Lebensbedingungen zu studieren. Zu den verschiedensten Tages- und Jahreszeiten, bei verschiedenem Wetter, verschiedenen Temperaturen müssen die Beobachtungen angestellt werden; und alles, was man in und auf den Nestern gesehen, selbst das Unscheinbarste, ist gewissenhaft zu notieren. Nur auf solche Weise kann man sich allmählich ein ungefähres Bild von den Regeln, nach denen die Ameisengesellschaften leben, verschaffen. Aber in die intimsten Familiengeheimnisse einzudringen, wird in der freien Natur schwer oder gar nicht gelingen; denn die Ameisen sind überaus sensible Tiere und werden meistens durch die geringste Störung schon in mächtige Aufregung versetzt, indem die einen gegen den Störenfried anzugehen suchen, während die anderen mit der Brut in die entlegenen tiefsten Partien des Nestes flüchten. Und da man ohne Störung eine Untersuchung der natürlichen Nester überhaupt nicht vornehmen kann, so

wird man sich auf diese Weise schwerlich einen richtigen Einblick in den normalen Gang des Staatenlebens verschaffen können.

Man hat deshalb versucht, die Ameisen unter **künstliche Bedingungen** zu bringen, welche den natürlichen möglichst nahe kommen, welche aber ermöglichen, das Treiben der Ameisen jederzeit, ohne eine Störung zu verursachen, beobachten zu können. Schon **Huber** hat solche „**künstlichen Nester**" bei seinen Studien angewandt; später wurde diese Methode mehrfach modifiziert, ergänzt und verfeinert, vor allem durch **Lubbock, Forel, Wasmann, Janet** und **Miß Fielde**.

Die gebräuchlichsten Nester sind die sogen. „**Lubbock-Nester**" (Fig. 1). Diese zeichnen sich nicht nur durch ihre große Einfachheit aus, sondern auch dadurch, daß sie den natürlichen Bedingungen der Ameisen relativ gut Rechnung tragen. Sie bestehen aus zwei Glasscheiben, welche durch einen Holzrahmen um einen der Größe der Ameisen entsprechenden Zwischenraum getrennt werden. Die untere Scheibe, welche den Boden des Nestes bildet, ist fest mit dem Rahmen verbunden (eingekittet), während die obere Scheibe lose aufliegt. Um das Entweichen der Ameisen zu verhindern und gleichzeitig für Luftzirkulation im Nest zu sorgen, tut man gut, auf die Oberseite des Rahmens eine Schicht Watte oder einen dicken wolligen Stoffstreifen (Flanell) aufzuleimen. In dieses Nest nun werden die zu beobachtenden Ameisen mit etwas Erde gesetzt (s. unten), und es dauert nicht lange, daß sie sich hier wohnlich einrichten, Gänge und Kammern minieren usw. Es ist sehr wichtig, daß der Zwischenraum zwischen den beiden Glasscheiben nicht zu groß genommen wird, da sonst die Ameisen die Scheiben mit Erde verbauen und sich so den Blicken des Beobachters entziehen. Für kleinere Ameisen (Leptothorax, Tetramorium, Lasius) sind $3^1/_2$ bis 7 mm und für größere (Formica, Camponotus) 7 bis 15 mm Zwischenraum vollkommen genügend. Auch mit der Größe des Nestes soll man nicht zu freigebig sein. Der Umfang eines Nestes für die größten Ameisen soll nicht mehr als höchstens 25×25 cm betragen, während für die kleineren und mittleren Arten 9×12 oder höchstens 13×18 cm am zweckentsprechendsten ist[1]). Die Darreichung von Nahrung und Wasser kann man auf verschiedene Weise bewerkstelligen; das einfachste ist, daß man die Deckscheibe etwas abrückt und an der offenen Stelle das Nötige direkt einführt. Man kann aber auch im Nestrahmen eine Lücke lassen, so daß die Ameisen frei aus- und einlaufen und sich die Nahrung außerhalb des Nestes holen können. Natürlich ist dann dafür zu sorgen, daß die Ameisen nicht entweichen können, indem man das Nest in einem gewissen Abstand mit einer Wasserrinne oder einem Wall aus Gipsmehl (**Forel**) umgibt. Diese Methode hat entschieden den Vorzug vor der ersteren, daß den Ameisen größere Bewegungsfreiheit gegeben wird; anderer-

Fig. 1.

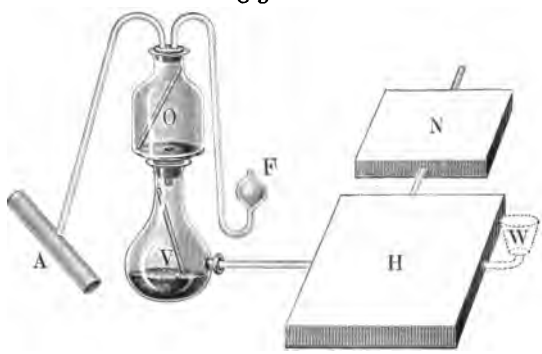


Lubbock-Nest im Querschnitt. *R* Holzrahmen, *G* Glasscheiben, *W* Wattelage.

[1]) Ich wähle die Größen 9×12, 13×18, weil die gangbarsten photographischen Platten dieselben aufweisen. Die mißglückten Platten können so noch eine nützliche Verwendung finden.

seits aber hat sie auch wieder Nachteile: Die Wasserrinne kann nämlich das Entweichen der Ameisen doch nicht ganz verhindern, da viele schwimmend das andere Ufer erreichen; und der Gipswall ist sehr unbeständig und wird durch jeden stärkeren Luftzug mehr oder weniger abgetragen, abgesehen davon, daß das Zimmer des Beobachters durch den Gipsstaub auch nicht gerade wohnlicher wird.

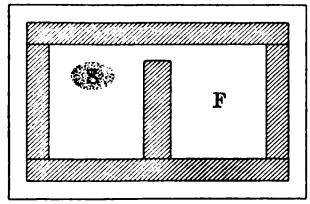
Fig. 2.



Wasmann-Nest. *H* Hauptnest, *N* Nebennest, *V* Vornest, *O* Obernest, *F* Futternest, *A* Abfallnest, *W* Wassertrog. Nach Wasmann.

Im Hinblick darauf hat nun Wasmann eine Nestform konstruiert, die sowohl allseitig geschlossen ist, als auch den Ameisen eine bedeutend größere Bewegungsfreiheit als die einfachen Lubbock-Nester gewährt. Die Grundlage des Wasmannschen Nestes (Fig. 2) bilden zwei „Lubbock-Nester" (*H* und *N*), die durch eine Glasröhre miteinander in Verbindung stehen und die das eigentliche Nestinnere darstellen sollen, in welchem die große Masse der Ameisen mit ihren Königinnen, Larven, Puppen usw. sich aufhält. Das eine der beiden „Lubbock-Nester", das „Hauptnest", ist mit verschiedenen Gläsern verbunden, welche der nächsten Umgebung des natürlichen Nestes entsprechen sollen und den Ameisen Gelegenheit geben, sich freier zu bewegen (s. Fig. 2). Im „Vornest" befindet sich eine Schicht Erde und ferner ein Holzstab (ebenso wie im „Oberneſt"), um den Ameisen das Hinauf- und Hinabklettern zu erleichtern, besonders, wenn die Glaswände beschlagen sind. Vom „Oberneſt" gehen zwei Glasröhren aus, von welchen die eine zum „Futterneſt" (*F*), die andere zum „Abfallneſt" (*A*) führt. Das nötige Wasser wird durch eine Röhre, welche durch den Holzrahmen geht (*W*), dem Hauptnest zugeführt.

Fig. 3.



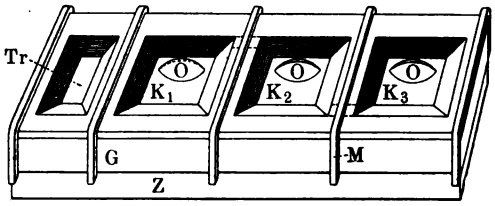
Fielde-Nest. *S* Schwamm zum Feuchthalten der Wohnkammer, *F* Futterraum. Nach Fielde.

Eine andere Nestform, aber ebenfalls auf dem Prinzip der „Lubbock-Nester" basiert, gibt Miß Fielde (1904) an. Sie empfiehlt, die Rahmen anstatt aus Holz aus Glas (zusammengekitteten Glasleisten) herzustellen; außerdem wird das Nestinnere durch eine Zwischenwand, ebenfalls aus Glasleisten, in zwei Räume geteilt, welche aber auf der einen Seite miteinander kommunizieren (Fig. 3). Jeder der beiden Räume wird durch eine besondere Glasplatte bedeckt. Der eine Raum dient als Futter-, der andere als Wohnraum. Ersterer soll möglichst trocken, letzterer dagegen durch ein kleines Schwammstück, das alle paar Tage mit Wasser getränkt wird, feucht gehalten werden. Dieses „Fielde-Nest" hat vor dem einfachen „Lubbock-Nest" den

Vorzug, daß es leicht gereinigt werden kann; denn durch Verdunkelung des einen und Erhellung des anderen Raumes können die Ameisen leicht herüber oder hinüber gelockt werden, so daß die leere Abteilung einer gründlichen Reinigung unterzogen werden kann.

Auf einem ganz anderen Prinzip beruht die von Ch. Janet konstruierte Nestform, die unter dem Namen „Janet-Nest" bekannt ist. Von der Tatsache ausgehend, daß die gedeihliche Entwickelung eines Ameisenvolkes sehr viel von dem Feuchtigkeitsgehalt der Nestluft abhängt, daß aber die Regulierung desselben im „Lubbock-Nest" viel zu wünschen übrig läßt, verwendet genannter Forscher für seine künstlichen Nester poröses Material, nämlich Gips. Das typische „Janet-Nest" besteht aus einem Gipsblock, in welchem sich eine Anzahl durch Scheidewände voneinander getrennter und nur durch kleine Öffnungen (Gänge) in Verbindung stehender Nestkammern befinden (Fig. 4, K_1 bis K_3). An der einen Seite des Blockes ist ein Wassertrog (*Tr*), welcher ein- oder zweimal wöchentlich mit Wasser gefüllt wird. Von hier aus durchzieht das Wasser den ganzen Block und verleiht, indem es in den Nestkammern verdunstet, der Luft einen Feuchtigkeitsgehalt, welcher in der dem Troge nächstliegenden Kammer (K_1) am größten, in der entgegengesetzten (K_3) dagegen am geringsten ist. Da die drei Kammern durch Gänge miteinander kommunizieren, so haben die Ameisen die Möglichkeit, den ihnen am meisten zusagenden Feuchtigkeitsgrad auszuwählen bzw. ihre Brut je nach Bedürfnis nach der trockenen Kammer K_3 oder der feuchteren K_1 zu bringen. Die Bedeckung des Nestes geschieht mittels Glasscheiben und zwar einer doppelten Lage. Zunächst wird über die drei Kammern eine gemeinsame Scheibe gedeckt, welche in der Mitte jeder Kammer einen runden Ausschnitt besitzt; sodann wird über jede Kammer noch eine besondere zweite Scheibe gelegt, um die Öffnungen in der ersten Scheibe zu schließen. Wie beim „Fielde-Nest" kann man auch hier die Ameisen durch Verdunkelung usw. in bestimmte Kammern locken. Am besten läßt man eine Kammer zum Darreichen des Futters hell, während man die beiden anderen mit Pappdeckel oder schwarzem Tuch bedeckt; es entspricht dies am ehesten den natürlichen Verhältnissen. Viehmeyer (1905) hat das „Janet-Nest" dadurch noch verbessert, daß er den Gipsblock in einen niederen Zinkkasten brachte, von dessen Seitenwänden aus Messingbügel quer über den Block ziehen. Letztere lassen gerade so viel Platz, daß man die erste (gemeinsame) mit Löchern versehene Glasplatte unter ihnen durchschieben kann. Auf die Bügel sind schmale Messingstreifen aufgelötet, die für einzelne obere Gläser (Deckscheiben) jederseits eine Nut geben. In dieser Fassung ist das Nest ein kompakter handlicher Apparat geworden, so daß man es ruhig in einer Kiste oder einem Koffer transportieren kann.

Fig. 4.



Janet-Nest in Viehmeyerscher Montierung. *G* Gipsblock, *Tr* Wassertrog, K_1 bis K_3 Kammer 1 bis 3, die durch Gänge (durch punktierte Linien angedeutet) miteinander in Verbindung stehen, *O* Öffnung der Deckgläser, *M* Messingbügel, *Z* Zinkkasten. Nach Viehmeyer.

Der Hauptvorzug des „Janet-Nestes“ besteht in der idealen Lösung der Bewässerungsfrage. Andererseits aber besitzt es mehrere empfindliche Nachteile: Zunächst ist die Herstellung ungleich komplizierter, zeitraubender und kostspieliger als die der Lubbock-Nester[1]). Ein weit größerer Mangel aber ist das Fehlen der Erde in den Kammern, wodurch die Ameisen natürlich unter wesentlich anderen Verhältnissen als in der freien Natur zu leben gezwungen sind. Und endlich scheinen die Gipsnester die Schimmelbildung mehr zu begünstigen als die „Lubbock-Nester“, wenigstens haben Viehmeyer sowohl als ich die Erfahrung gemacht, daß die Futterreste auffallend schnell zu schimmeln beginnen.

Wir sehen also, jede der bis jetzt vorgeschlagenen künstlichen Nestformen hat ihre Licht- und Schattenseiten. Man kann auch kaum einer derselben den absoluten Vorzug vor den übrigen geben; die eine Form eignet sich eben für diesen, die andere für jenen Zweck besser. Wollen wir z. B. eruieren, wie lange eine jung befruchtete Königin ohne Nahrung zu leben vermag, so leistet entschieden das „Janet-Nest“ die besten Dienste, da hier irgendwelche uns verborgene Nahrungsquellen ausgeschlossen sind. Wollen wir dagegen die Bautätigkeit studieren, so werden wir am besten ein „Lubbock-Nest“ verwenden. Um den Haushalt der sogenannten „gemischten Kolonien“ richtig kennen zu lernen, empfiehlt es sich, zum „Wasmann-Nest“ zu greifen usw. Es kommt ferner auch darauf an, wo die Beobachtungen ausgeführt werden sollen, ob zu Hause im Laboratorium oder auf Reisen. Für letzteren Fall ist natürlich ein so komplizierter Apparat wie das „Wasmann-Nest“ vollkommen ungeeignet, und ist allein das einfache Lubbock-Nest“ angebracht. Man kann sich dieselben eventuell überall selbst rasch herstellen, sie nehmen wenig Platz weg, lassen sich leicht transportieren usw. Ich habe sowohl in Kleinasien als in Nordafrika vielfach eine größere Anzahl solcher Nester — selbst auf weiteren Reisen zu Pferd — mit herumgeschleppt und sie stets aufs beste bewährt gefunden[2]).

Die Besetzung der Nester kann man auf verschiedene Weise bewerkstelligen. Man nimmt eine Kolonie oder wenigstens einen Teil davon in einem Sack oder in einer Blechbüchse, die einen mit feiner Drahtgaze überzogenen Deckel besitzt, nach Hause; handelt es sich nur um ein schwaches Volk und um gemütliche, langsame Ameisen, wie z. B. Myrmica-Arten, so kann man kurzerhand den Inhalt des Sackes oder der Büchse in das künstliche

[1]) Viehmeyer (1905) gibt folgende Anleitung: Um ein solches Nest herzustellen, wird man am besten zunächst vom Tischler eine Holzform anfertigen lassen. Zu beachten ist dabei, daß das Holz vollkommen glatt gehobelt ist. Die Holzklötzchen, welche die Nestkammern darstellen, müssen aufgenagelt (nicht angeleimt), die Außenwände am besten nur mit Schrauben befestigt werden. Nachdem die Form mit Schellacklösung ausgestrichen und darauf tüchtig eingeölt ist, kann der dick angerührte Gips hineingegossen werden. Letzterer kann — je nach Bedürfnis — mit Farbe, Ocker oder Umbra (1 Teil Umbra zu 4 bis 5 Teilen Gips) versetzt werden. Nach dem Festwerden der Gipsmasse schraubt man die Seitenwände los; wenn das Holz gut eingeölt war, löst sich der Block leicht aus der Form.

[2]) Miß Fielde ließ sich einen besonderen Koffer mit mehreren Etagen bauen, in welchem viele Nester bequem und sicher transportiert werden können.

Nest schütten, die Erde usw. glattstreichen und die Glasscheibe darüber decken. Die wenigen dabei entkommenden Ameisen kann man leicht einfangen und nachträglich ins Nest setzen. Anders aber, wo ein starkes Volk sehr lebhafter flinker Ameisen eingezwingert werden soll; hier wird man wenig Erfolg mit dieser Methode haben, man muß schon etwas raffinierter vorgehen, um solch wilde Ameisen in das Gefängnis zu bringen. Am besten verfährt man dabei folgendermaßen: Man errichtet auf einem großen Brett aus Gipsmehl einen allseitig geschlossenen Wall (Forel) und stellt innerhalb desselben das Nest auf, das gut angefeuchtet und dessen Deckel nicht ganz geschlossen ist, sondern eine Lücke offen läßt. Sodann schüttet man den Inhalt des mitgebrachten Sackes in die „Forelsche Arena", um das Nest und über dasselbe. Der Gipswall ist für die Ameisen ein unüberwindliches Hindernis, und so sind sie gezwungen, in der Arena zu bleiben. Da nun das mitausgeschüttete Nestmaterial bald ausgetrocknet ist, die Ameisen aber Feuchtigkeit bedürfen, so suchen sie schon nach kurzer Zeit das feuchte Nest auf und bald ist die ganze Gesellschaft darin versammelt. — Wenn man die Arena nicht so groß machen will, so kann man das künstliche Nest auch außerhalb des Gipswalles aufstellen; man muß dann nur jenes vermittelst einer Glasröhre, welche die Gipsmauer durchbricht, in Verbindung mit dem Innenraum der Arena setzen. Je nach der Findigkeit und Lebendigkeit der Art werden die Ameisen nach kürzerer oder längerer Zeit von selbst das Nest aufsuchen. Man kann die Übersiedelung auch etwas beschleunigen, wenn man einige Ameisen mit der Pinzette ergreift und in das Nest steckt; denn diese kommen gewöhnlich bald durch die Glasröhre in die Arena zurück und holen die dort befindlichen Genossen in das ihnen besser zusagende feuchte Nest (Viehmeyer).

Falls man keinen Gips zur Hand hat, kann man sich auch einer allseitig gut schließenden Kiste bedienen, in die man zuerst das etwas geöffnete, angefeuchtete Nest stellt und dann die Ameisen usw. schüttet. Am nächsten Tage befinden sich gewöhnlich bereits alle Ameisen mit samt ihrer Brut in dem Neste.

Sind die Ameisen einmal eingezogen und haben sie sich in dem künstlichen Neste wohnlich eingerichtet, so gehen sie bald wieder ihren normalen Beschäftigungen nach. Und so ist uns die Möglichkeit geboten, das Gesellschaftsleben der Ameisen in ihrem ruhigen normalen Gange jederzeit bequem beobachten zu können, was — wie oben erwähnt — draußen in der freien Natur ausgeschlossen ist. Wir können dabei auch die Lupe anwenden und damit selbst die feinsten und intimsten Regungen der Ameisenseele ablesen.

Wenn man die nötige Sorgfalt anwendet, so kann man eine Kolonie viele Jahre im künstlichen Nest erhalten, und zahlreiche Kinder- und Kindeskinder unter seinen Augen entstehen sehen. Vor allem muß dafür gesorgt werden, daß das Nest nicht zu trocken wird, und sodann darf natürlich auch die nötige Futtermenge nie fehlen. Am besten reicht man ihnen Honig, Sirup angefeuchteten Zucker oder auch Fleischkost, wie geschabtes rohes Fleisch, lebende oder getötete und zerstückelte Insekten usw., je nachdem eben die betreffende Art mehr zu den Vegetarianern oder Fleischfressern gehört (s. Kap. V). Be-

sonders ist endlich darauf zu achten, daß keine Schimmelbildung auftritt; wo dies der Fall ist, da muß die Kolonie sofort in ein anderes Nest umquartiert werden.

Die künstlichen Nester eignen sich auch vortrefflich zur Anwendung der *experimentellen Untersuchungsmethode*. Und es ist dieselbe auch in der Ameisenbiologie weit mehr wie sonstwo in der Insektenbiologie angewandt worden. *Lubbock, Forel, Wasmann, Bethe, Wheeler* und in neuerer Zeit *Miß Fielde* haben sich dieser Methode in besonders ausgiebiger Weise bedient und große Erfolge damit erzielt. Das Experiment bietet aber auch eine Gefahr, nämlich die, daß man es *überschätzt*. Wenn man mit Ameisen experimentiert, darf man nie vergessen, daß es sich um soziale Tiere handelt, und daß man daher aus dem Benehmen *einzelner aus ihrem Verband gerissener Individuen* nicht allzuweitgehende und bestimmte Schlüsse auf das Ameisenleben im allgemeinen ziehen darf. Das Experiment darf nie zu einseitig betont werden; *die Grundlage der Ameisenforschung muß stets die genaue Beobachtung der normalen Lebensgewohnheiten der Ameisen* — sei es draußen oder im künstlichen Nest — *bilden*. Ist dies nicht der Fall und kommt das Experiment als die einzige Methode in Anwendung, so ist es unvermeidlich, daß man zu einer gänzlich irrigen Auffassung des Ameisenlebens gelangt.

5. Geschichtliches.

Von einer *historischen Übersicht über die Entwickelung der Ameisenkunde* glaube ich hier Abstand nehmen zu können, da unten bei der Behandlung der einzelnen Gebiete jedesmal genügend darauf Rücksicht genommen und jedem Kapitel ein ziemlich ausführliches Literaturverzeichnis beigegeben wird. Ich möchte mich hier nur darauf beschränken, die Namen derjenigen zu nennen, denen das Hauptverdienst beim Ausbau der Myrmekologie zukommt; in biologischer Hinsicht sind dies *William Gould* (1747), *Pierre Huber* (1810), *Forel* (1873 bis heute), *Lubbock* (1875 ff.), *McCook* (1875 bis 1884), *Adlerz* (1884 bis 1902), *E. Wasmann S. J.* (1886 bis heute), *Ch. Janet* (1893 bis heute), *W. M. Wheeler* (1900 bis heute). In bezug auf die Systematik sind zu nennen: *Fred. Smith, Gustav Mayr, J. Roger, C. Emery, Aug. Forel, Ed. André* und *W. M. Wheeler*.

Weitaus das meiste verdankt die Ameisenkunde *Aug. Forel*, dessen Arbeiten sowohl für die Systematik als die Biologie grundlegend sind. Seit seiner frühesten Jugend, ja seit seiner Kindheit haben die Ameisen sein Interesse im höchsten Grade erweckt, und diese Begeisterung lebt heute noch ungeschwächt in ihm fort. Seine selten vielseitige Bildung, sein weiter Blick, sein überaus scharfer Verstand, seine fabelhafte Arbeitskraft, die ihm in seinem eigentlichen Berufe (als Psychiater), die ihm in dem gewaltigen Kampfe gegen den verderblichen Alkoholismus die Führerrolle einnehmen ließen, diese seltenen Eigenschaften offenbaren sich auch in seinen unzähligen Ameisenarbeiten. Nirgends stößt man auf die kleinliche Auffassung des Spezialisten,

überall — selbst in den systematischen Arbeiten — erkennt man den großzügigen, umfassenden Geist. Und wenn die Ameisenkunde — im Gegensatz zu den meisten übrigen Gebieten der Entomologie — stets die volle Wissenschaftlichkeit bewahrt hat, so verdankt sie dies in erster Linie Forel[1]).

Verzeichnis der auf die Einleitung bezüglichen Literatur.

Adlerz, Gottfr., Myrmecologiska Studier 1—4. Stockholm 1884 bis 1902.

André, Ed., Species des Hyménoptères 2. Les Fourmis. Beaune 1881.

André, Ernest, Les Fourmis. Paris 1885.

Bethe, A., Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Bonn 1898.

Emery, C., Clef analytique des Genres de la Famille des Formicides. In: Ann. Soc. Ent. Belg. 1896, p. 172—189. Außerdem noch zahlreiche andere systematische und einige biologische Arbeiten.

Fielde, Adele, Portable Ant-Nests. In: Biol. Bull. 2, No. 2, 1900.

Fielde, Adele, Portable Ant-Nests. In: Ebenda 7, Nr. 4, 1904.

Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse. Zürich 1874. Außer diesem Hauptwerk, das die Grundlage der Ameisenkunde bildet, noch zahlreiche (mehrere hundert) kleinere und größere Schriften teils anatomischen, teils biologischen, teils systematischen Inhalts. Die meisten der anatomisch-biologischen Schriften sind unten bei den einzelnen Kapiteln angeführt. Auf die Einleitung beziehen sich speziell noch:

Forel, Aug., Mélanges entomologiques, biologiques et autres. In: Ann. Soc. Ent. Belg. 47, 249—268, 1903.

Forel, Aug., Über Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. In: Zool. Jahrb., Suppl. 7, 571 bis 586, 1904.

Gould, William, An Account of English Ants. London 1747. (Die erste wissenschaftliche Darstellung des Ameisenlebens. — Überaus selten!)

Huber, Pierre, Recherches sur les Moeurs de Fourmis indigènes. Paris 1810. (Eine klassische Schilderung des Ameisenlebens, mit einer Menge feiner Beobachtungen. Jeder, der sich mit Ameisen beschäftigt, sollte zuerst den alten Huber studieren.)

Janet, Charles, Appareil pour l'Élevage et l'Observation des Fourmis et d'autres petits animaux. In: Ann. Soc. Ent. France 62 (1893).

Janet, Charles, Appareil pour l'Observation des Fourmis et des Animaux myrmecophiles. In: Mém. Soc. Zool. France 10 (1897). — Außerdem noch mehrere Schriften über Anatomie und Biologie der Ameisen (s. unten).

Lubbock, John, Ameisen, Bienen und Wespen. Leipzig 1883.

Mayr, Gustav, Die europäischen Formiciden. Wien 1861. — Außerdem noch zahlreiche Schriften systematischen und faunistischen Inhalts.

McCook, Rev. H., The Honey Ants of the Garden of the Gods 1882.

McCook, Rev. H., The Natural History of the Agricultural Ant of Texas 1880.

Roger, Jul., Eine Reihe systematischer Arbeiten, hauptsächlich in der Berl. entomolog. Zeitschrift.

Smith, Fred., Zahlreiche systematische Schriften, 1842 bis 1865.

[1]) Im Anschluß an den Berner Zoologenkongreß war es mir vergönnt, den Autor der „Fourmis de la Suisse“ in seinem Heim zu besuchen. Für die liebevolle Aufnahme, für die reiche Anregung, die ich im Hause Forel gefunden, sei hier nochmals innigst gedankt. Die Tage in Chigny gehören jedenfalls zu den interessantesten und lehrreichsten meines Lebens.

Stoll, Otto, Zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Ameisen. In: Mitteil. schweiz. entom. Ges. 10, Heft 3.

Viehmeyer, H., Beobachtungsnester für Ameisen. In: Aus der Heimat, 1905.

Wasmann, E., Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster 1891.

Wasmann, E., Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. 2. Auflage. Freiburg i. Br. 1900.

Wasmann, E., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart 1899. — Außerdem noch über hundert kleinere und größere Schriften über die Biologie der Ameisen und Ameisengäste (s. unten).

Wheeler, W. M., Zirka 40 Arbeiten über die Biologie und Systematik nordamerikanischer Ameisen, 1900 bis 1905, hauptsächlich im Biological Bulletin und American Naturalist erschienen.

Erstes Kapitel.

Morphologie und Anatomie.

Wenn wir die Biologie eines Tieres verstehen wollen, so müssen wir dessen Körperbau und Organisation kennen. Denn es besteht ein überaus inniger Zusammenhang zwischen Körperbildung und Lebensweise, indem erstere durch letztere bedingt wird und umgekehrt. Diesen Zusammenhang aufzudecken ist eine der vornehmsten Aufgaben der Biologie.

Wir wollen daher zunächst die Morphologie und Anatomie der Ameise behandeln — jedoch keineswegs etwa vollkommen erschöpfend, sondern nur insoweit, als es für das Verständnis der Biologie nötig ist.

Zur allgemeinen Orientierung über die Regionen des Körpers, die Lage der Organe usw. mag Fig. 5 (auf folgender Seite) dienen. Aus ihr dürfte das Wissenswerte klarer hervorgehen als aus langen Beschreibungen.

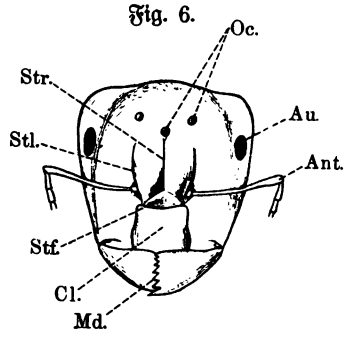
A. Morphologie.

1. Der Kopf.

Die Form des Kopfes ist je nach den Arten und auch nach den Ständen (♂, ♀, ☿, 4 [1]) ungeheuer verschieden: dreieckig, viereckig, rund, oval, länglich, quer usw. (vgl. Kap. II). Auf der gewölbten Vorderseite gewahren wir gewöhnlich eine Anzahl Leisten, Furchen, Felder usw., über welche Fig. 6 Auskunft gibt. — Ferner ist der Kopf der Träger der Mundwerkzeuge (Ober- und Unterkiefer, Unterlippe) und der Hauptsinnesorgane (Augen, Fühler).

a) Die Ober- oder Vorderkiefer (Mandibeln) stellen das massivste und kräftigste Mundgliedmaßenpaar dar. Sie inserieren gewöhnlich an den Außenecken des vorderen (bzw. unteren) Kopfrandes, selten mehr in der Mitte desselben (Odontomachini). Meistens sind sie schaufelförmig

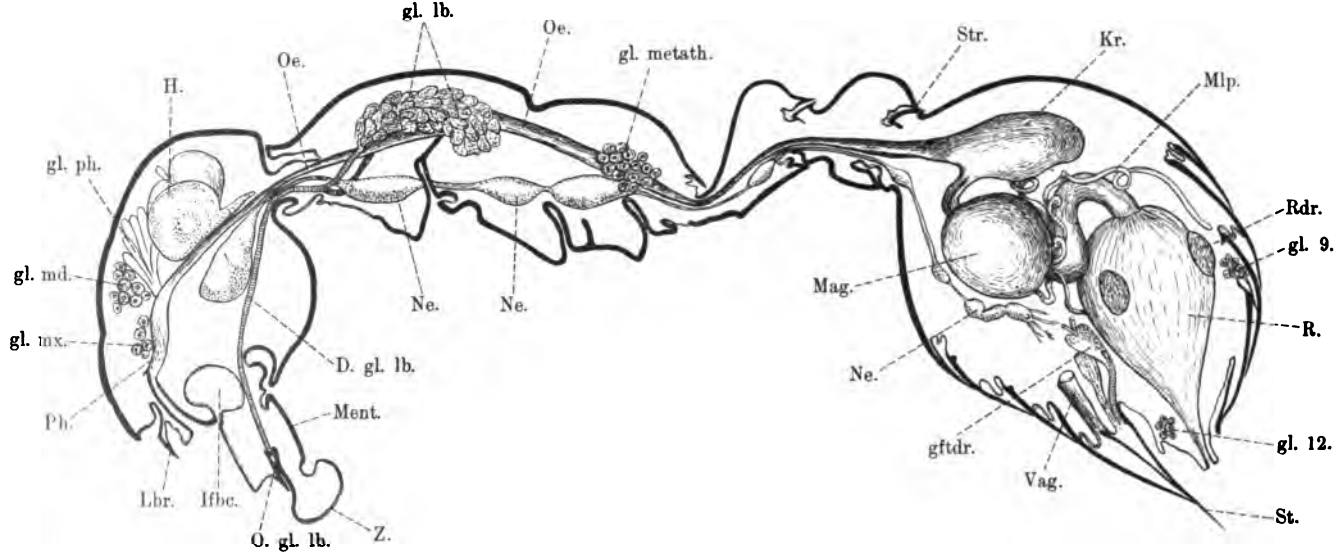
Fig. 6.



Kopf von Camponotus ligniperdus Ltr. ☿, Vorderseite (nach André). *Ant.* Fühler, *Aug.* Seitenaugen, *Cl.* Clypeus, *Md.* Mandibeln, *Oc.* Stirnaugen, *Stf.* Stirnfeld, *Stl.* Stirnleisten, *Str.* Stirnrinne.

[1]) 4 = Soldat, eine sekundäre Entwickelungsform der Arbeiter (s. Kap. II).

Fig. 5.

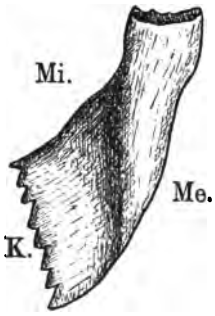


Längsschnitt durch eine Ameise (Myrmica rubra L.), schematisiert (nach Janet). *D. gl. lb.* unpaarer Ausführgang der Labialdrüse („Speichelgang"), *gl.* Drüse, *gl. lb.* Labial(„Speichel")-Drüse, *gl. md.* Mandibulardrüse, *gl. mx.* Maxillardrüse, *gl. metath.* Metathoracaldrüse, *gl. ph.* Pharyngealdrüse, *Gftd.* Giftdrüse, *H.* Gehirn (Oberschlundganglion), *Ifbc.* Infrabuccaltasche, *Kr.* Kropf, *Lbr.* Labrum, *Mag.* Magen, *Ment.* Mentum, *Mlp.* Malpighische Gefäße, *Ne.* Bauchganglien, *Oe.* Ösophagus, *O. gl. lb.* Mündung der Speicheldrüse, *Ph.* Pharynx, *R.* Rectum, *Rdr.* Rectaldrüsen, *St.* Stachel, *Str.* Stridulationsorgan, *Vag.* Vagina, *Z.* Zunge.

— mit gewölbter Außen- bzw. Vorderfläche, und konkaver Innen- bzw. Hinterfläche — und lassen je drei Ränder unterscheiden: einen konvexen Außenrand, einen konkaven Innenrand und einen geraden Vorderrand (Fig. 7 A). Letzterer ist gewöhnlich mit Zähnen besetzt und wird deshalb auch als „Kaurand" bezeichnet, allerdings sehr unzutreffend. Denn die Zähne dienen zu allem anderen, nur nicht zum Kauen; die mit Kaurand versehenen Mandibeln sind viel eher mit den Händen als mit den Kiefern des Menschen vergleichbar. Die Ameisen bedienen sich ihrer als Waffen zur Verteidigung und zum Ergreifen und Zerreißen der Beutetiere, als Transportorgane zum Tragen der Brut, Herbeischleppen von Baumaterial usw., ferner als Grab- und Maurerwerkzeuge usw. — Wo der Kaurand fehlt, da sind diese Funktionen wesentlich reduziert und die Mandibeln sind dann entweder nur noch als Waffe oder nur noch als Transportorgane zu gebrauchen, nicht mehr aber zum Graben, Mauern usw. Die Träger solcher glatten („sichel-", „hakenförmigen" oder „linearen") Mandibeln (Fig. 7 B) sind daher mehr oder weniger unselbstständig und auf Hilfe angewiesen. Wo alle Stände (♂, ♀, ☿) einer Art damit bedacht sind (wie z. B. bei den Amazonen- oder Säbelameisen oder bei Anergates), da müssen fremde Ameisen, deren Mandibeln mit Kaurand versehen sind, zur Hilfe beschafft werden (Sklavenraub, Parasitismus); wo aber nur ein Stand (♂ oder Soldat) glatte Oberkiefer besitzt, da nehmen sich die anderen mit Kaurand ausgerüsteten Gesellschaftsmitglieder jenes an.

Die Oberkiefer sprechen also eine beredte Sprache für den Biologen und erlauben vielfach einen sicheren Schluß auf die Lebensweise (z. B. bei den Sklavenräubern).

Fig. 7 A.



Mandibel mit Kaurand (von Formica sanguinea Ltr.). *Me.* Außenrand, *Mi.* Innenrand, *K.* Kaurand. Nach Forel.

Fig. 7 B.

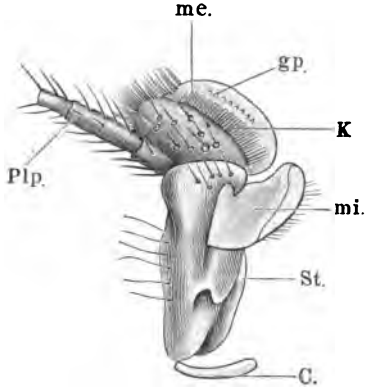
Mandibel ohne Kaurand (von Polyergus rufescens Ltr.). Nach Wasmann.

b) Die Unter- oder Mittelkiefer (Maxillen) bestehen, wie bei allen Insekten aus der Angel (Cardo), dem Stamm (Stipes), den Tastern (Palpen) und den beiden Laden (Fig. 8). Letztere stellen dünne ovale oder dreieckige Platten dar, welche verschiedentlich mit Borsten besetzt sind. Auf der Oberfläche der Außenlade sieht man parallel zu deren Innenrand eine Reihe Geschmackspapillen (Fig. 8, *gp.*) und ferner einen Borstenkamm (*K*), welcher als Reinigungsorgan dient (vgl. Kap. VI, 1). — Die Gliederzahl der Palpen schwankt zwischen 1 bis 6. — Aus dem Bau der Maxillen (vor allem den dünnen zahnlosen Laden) geht deutlich hervor, daß die Ameisen nur flüssige oder halbflüssige Nahrung zu sich nehmen können. Ferner weist uns die verschiedene Zahl der Palpenglieder darauf hin, daß nicht alle Ameisen in

gleicher Weise zur selbständigen Nahrungssuche begabt sind. Solche Formen z. B., welche nur ein Palpenglied besitzen (Anergates), sind dieser Fähigkeit vollkommen bar und daher unbedingt auf die Fütterung durch andere Ameisen angewiesen.

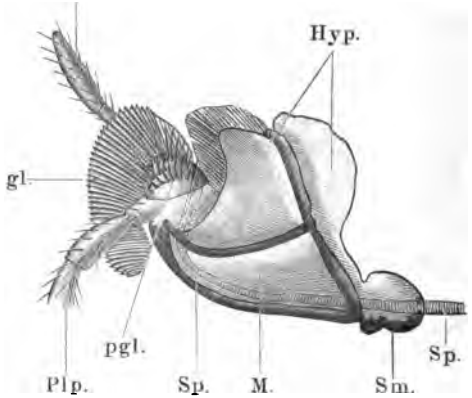
c) Die Unterlippe, Hinterkiefer (Labium) besteht aus dem Unterkinn (Submentum), dem Kinn (Mentum), den Lippentastern (Palpen), der Zunge (Glossa) und den Nebenzungen (Paraglossen) (Fig. 9). Besonders auffällig ist die Zunge (Glossa): Dieselbe ist sehr stark entwickelt, von länglich eirunder Form, in der Ruhelage etwa in der Mitte geknickt und wie ein Taschenmesser ventralwärts zusammengeklappt. Ihre Oberfläche ist deutlich und tief gerieft. — Zu beiden Seiten der Zungenbasis finden sich die im Verhältnis zur Zunge gewöhnlich kümmerlich entwickelten Paraglossen, die durch einen überaus kräftigen

Fig. 8.



Maxille von Formica pratensis De Geer. ♀ (nach Forel). *C.* Cardo, *gp.* Geschmackspapillen, *K.* Borstenkamm (Putzapparat), *me.* äußere Lade, *mi.* innere Lade, *Plp.* Palpen, *St.* Stipes.

Fig. 9.



Unterlippe (Labium) und Hypopharynx von Formica spec. (teilweise nach Hilzheimer). *gl.* Zunge, *Hyp.* Hypopharynx, *M.* Mentum, *pgl.* Paraglossa, *Plp.* Palpen, *Sm.* Submentum, *Sp.* Speichelgang.

Borstenbesatz ausgezeichnet sind (Fig. 9, *pgl.*[1]). — Die Zahl der Palpenglieder schwankt hier zwischen 1 und 4. — Die mächtige Entfaltung der Zunge entspricht der großen Rolle, welche dieses Organ im Leben der Ameise spielt: es dient nicht nur zur Nahrungsaufnahme, sondern auch zur Reinigung, zur Brutpflege und Krankenpflege.

d) Mit dem Labium innig verbunden ist der Hypopharynx. Nach den neuesten Studien Hilzheimers (1904) ist derselbe bei allen Hymenopteren vorhanden und manchmal sogar noch so kräftig ausgebildet, daß er eigene Kauorgane zu tragen imstande ist (Vespa). Bei den Ameisen ist dies allerdings nicht mehr der Fall, immerhin ist er aber noch sehr gut entfaltet, indem er am Submentum beginnt und, das ganze Mentum von oben verdeckend,

[1]) Hilzheimer, der neuerdings Unterlippe und Hypopharynx der Hymenopteren vergleichend morphologisch studierte, glaubt, daß die früheren Autoren die Paraglossen gänzlich übersehen haben. Dies ist aber ein Irrtum: schon Meinert (1860) hat die Paraglossen sehr deutlich abgebildet und auch als solche angesprochen, ebenso Wasmann, Adlerz u. a.

nach vorn bis zu den Paragloſſen reicht. Er beſteht aus dem Stützgerüſt und dem Hypopharyngeallappen. Die überaus dünne Decke des letzteren trägt zwei Borſtenreihen, die zuſammen ein V bilden, und die — da die Spitze der Borſten mit hakenartiger Krümmung nach rückwärts gewendet ſind — wohl als Organe zum Feſthalten dienen. Morphologiſch dürften dieſe Borſtenreihen den „Kauorganen" des Weſpen-Hypopharynx entſprechen.

e) Im Anſchluß an den Hypopharynx iſt noch ein Organ zu nennen, deſſen morphologiſche Bedeutung noch nicht ganz klar gelegt iſt, nämlich die Infrabuccaltaſche[1]). Sie ſtellt eine runde, ziemlich große Höhlung dar, welche zwiſchen Speichelgang und Mundhöhle gelegen iſt (vgl. Fig. 5 *If bc.*). Nach Janet dient ſie hauptſächlich als Ablagerungs- und Verarbeitungsſtätte für Nahrungsabfälle und die bei der Reinigung abgekämmten Schmutzpartikelchen (vgl. Kap. VI, 1); ferner nimmt das befruchtete ♀ der pilzzüchtenden Atta-Arten in dieſer Taſche die zur Koloniegründung nötige Pilzmaſſe auf den Hochzeitsflug mit.

f) Die Oberlippe (Labium) iſt eine quere, verſchiedengeformte (oft zweilappige) Platte, welche gewöhnlich unter dem Clypeus verborgen iſt. Sie iſt mit dieſem beweglich verbunden, ſo daß ſie aufgeklappt und zurückgeſchlagen werden kann. Letztere Stelle nimmt ſie in der Ruhelage ein; man ſieht dann auf der Hinterſeite des Kopfes von den Mundteilen außer den beiden Palpenpaaren nur das Labium und Mentum, alle übrigen Teile ſind von dieſen beiden verdeckt.

g) Die Fühler (Antennen) inſerieren in einer beſonderen Grube (Fühlergrube) außerhalb der ſogenannten Stirnleiſten (Fig. 6, *Stl.*). Sie ſind ſtets gekniet und beſtehen aus Schaft und Geißel. Erſterer iſt ſtets eingliedrig und gewöhnlich nicht viel kürzer als die Geißel, nur bei den ♂♂ iſt er mitunter etwas ſtärker verkürzt. Die Geißel beſteht aus 9 bis 13 Gliedern, in ſeltenen Fällen aus weniger (bei Epitritus z. B. nur aus 3!). Gewöhnlich werden die Geißelglieder terminalwärts dicker und größer, entweder allmählich oder mehr oder weniger unvermittelt, d. h. eine Keule bildend. Über die Funktion der Fühler ſ. Kap. X.

h) Die Seitenaugen liegen am Seitenrande des Kopfes oder nahe demſelben an der Oberſeite und zwar entweder in der Mitte oder dem Scheitel oder dem Mandibulargelenk genähert. Sowohl bezüglich der Form als auch der Größe beobachten wir je nach der Spezies große Verſchiedenheiten. Es gibt einerſeits ſehr gut ſehende Arten, deren Augen aus einer großen Anzahl (1000 und mehr) Fazetten beſtehen, andererſeits aber auch ſehr ſchlecht ſehende mit nur ganz wenig (1 bis 10) Fazetten. Endlich gibt es auch Arten, die der Seitenaugen gänzlich entbehren[2]). Auch je nach dem Geſchlecht bzw. Stande walten beträchtliche Unterſchiede bezüglich der Größe wie Form der Augen vor: am größten ſind ſie bei den ♂♂, bei denen ſie ge-

[1]) Leider läßt Hilzheimer dieſes Organ vollkommen unberückſichtigt. Heymons (6me Congrès internat. Zoolog., p. 458. Berne 1904) faßt es als „ein zum Hypopharynx gehörendes Gebilde" auf.

[2]) Typhlopone, Leptanilla, Anomma uſw.

wöhnlich halbkugelförmig gewölbt sind, etwas kleiner sind sie bei den ♀♀, am kleinsten bei den Arbeitern. Die Größe der Differenzen läßt sich am besten durch die Zahl der Fazetten ausdrücken; es seien daher einige Beispiele (nach Forel) erwähnt: bei Formica pratensis ♂ beträgt die Zahl der Fazetten etwa 1200, beim ♀ 830 und beim ☿ etwa 600; bei Tapinoma erraticum ♂ etwa 400, ♀ etwa 260, ☿ etwa 100; Solenopsis fugax ♂ etwa 400, ♀ etwa 200 und ☿ etwa 6 bis 9; Ponera punctatissima ♀ 100 bis 150, ☿ 1 bis 30. — Diese Beispiele zeigen zugleich, daß durchaus nicht überall dasselbe Verhältnis bezüglich der Augengröße der Stände herrscht. Die größten Differenzen bestehen bei unterirdisch lebenden Ameisen, da bei diesen die Augen für die ☿☿ überflüssig sind, während die ♂♂ und ♀♀ deren zum Hochzeitsflug notwendig bedürfen (z. B. Solenopsis). Andererseits sind bei solchen Arten, welche oberirdisch und offen nisten, die geringsten Unterschiede zu finden (z. B. Formica). Die absolute und relative Größe der Augen kann uns also sehr wohl Anhaltspunkte für die Biologie der betreffenden Ameisen geben.

i) Außer den Seitenaugen kommen den Ameisen auch noch Stirnaugen zu, wenigstens den ♂♂ und ♀♀, während sie bei den ☿☿ häufig fehlen. Die Zahl der Ocellen ist meistens 3, nur ganz selten 2 oder 1; bezüglich der Anordnung siehe Fig. 6. Bei den ♂♂ sind sie besonders groß und stark gewölbt und liegen manchmal auch noch auf hervorragenden Höckern.

2. Der Brustabschnitt.

Der Ameisenthorax besteht aus vier Abschnitten: dem Pro-, Meso- und Metathorax und dem Epinotum[1]) („Segment médiaire"). Die ersteren drei setzen sich aus Tergit und Sternit zusammen; am Meso- und Metathorax schieben sich außerdem noch verschiedene Platten („Epimerite" und „Episternite") zwischen Tergit und Sternit ein. Eine weitere Komplikation erfährt das Thoraxskelett dadurch, daß das Tergit des Mesothorax wieder in verschiedene Teile zerfallen kann, welche als Mesonotum i. sp., Proscutellum („Paratteri" Emerys) und Scutellum unterschieden werden. Die Lage und Form der einzelnen Stücke wird aus Fig. 10 A ohne weiteres klar.

Nicht überall sind diese Abschnitte durch deutliche Nähte voneinander getrennt, es ist dies im Gegenteil ein relativ seltenes Vorkommnis. Gewöhnlich haben mehr oder weniger ausgedehnte Verwachsungen stattgefunden. Bei den Geschlechtstieren beschränken sich dieselben meistens auf die Epimerite und Episternite (s. Fig. 10 B), bei den ☿☿ dagegen gehen sie viel weiter, indem jeder Thorakalabschnitt zu einem einzigen geschlossenen Ring ohne Nähte verschmelzen kann, also Tergit + Epimerit + Episternit + Sternit. Auch die einzelnen Abschnitte des Mesonotums (Mesonotum i. sp., Proscutellum und Scutellum) verwachsen bei den ☿☿ zu einer einheitlichen Platte (s. Fig. 10 C). — Sehr konstant und sehr innig ist ferner (sowohl bei ♂

[1]) Nomenklatur nach Emery (1900).

und ♀ als auch ☿) die Verſchmelzung des Epinotums mit dem Metaſternit, weshalb die meiſten früheren Autoren erſteres ganz überſahen bzw. zum Metanotum rechneten. Erſt Janet (1898) und Emery (1900) machten auf dieſen Irrtum aufmerkſam. Das Epinotum iſt häufig mit Dornen, Haken uſw. beſetzt. — Der Bau und die Form der Thorax iſt das wichtigſte Merkmal zur Unterſcheidung von ♀ und ☿, wie im nächſten Kapitel des näheren ausgeführt wird.

Als Anhänge des Thorax kommen dorſal die Flügel (nur bei ♂ und ♀) und ventral die Beine in Betracht. Der Bau der erſteren (d. h.

Fig. 10 A.

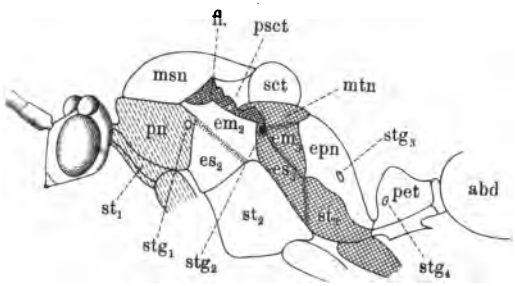


Fig. 10 D.

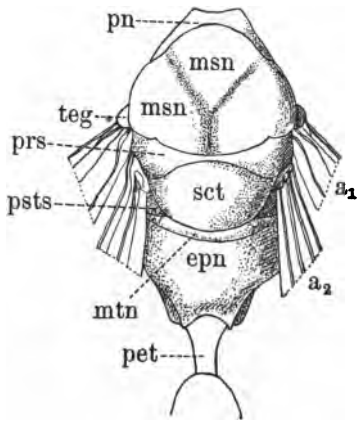


Fig. 10 B.

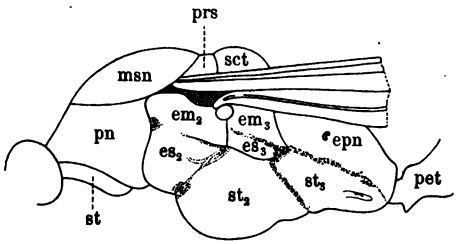
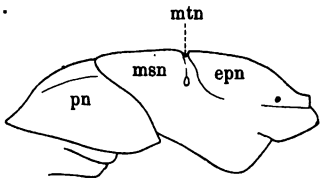


Fig. 10 C.

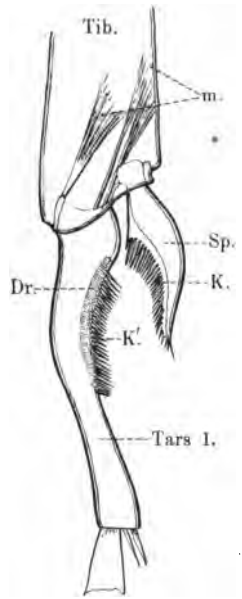


Thorax verſchiedener Ameiſen. A Thorax von Streblognathus aethiopicus F. Sm. ♂ (Ponerine), ſeitliche Anſicht nach Entfernung der Flügel, Prothorax und Metathorax ſchraffiert; B Thorax von Platythyrea conradti Em. ♂ (Ponerine) ſeitliche Anſicht; C Thorax von Camponotus fulvipilosus F. ☿, ſeitliche Anſicht; D Thorax von Paraponera clavata Oliv. ♂, von oben geſehen; a_1 und a_2 Vorder- und Hinterflügel, *abd.* Abdomen, *em.* Epimerit, *es.* Epiſternit, *epn.* Epinotum, *fl.* Flügelgelenk, *msn.* Meſonotum, *mtn.* Metanotum, *pet.* Petiolus, *pn.* Pronotum, *prs.* und *psct.* Proſcutellum, *psts.* Poſtſcutellum, *sct.* Scutellum, *st.* Sternit, *stg.* Stigma, *teg.* Tegula. Nach Emery.

deren Geäder uſw.) kann hier übergangen werden und bezüglich der Beine ſei auch nur ein Organ, als für die Biologie wichtig, erwähnt, nämlich der „tibiotarſale Putzapparat" der Vorderbeine. Derſelbe beſteht: 1. aus einem ſehr kräftigen gebogenen tibialen Sporn, welcher an ſeiner konkaven, dem Tarſus zugewandten Seite gekämmt iſt, 2. aus einem einreihigen tarſalen Kamm, welcher auf der dem Sporn gegenüberliegenden, mehr oder weniger ausgehöhlten Partie des erſten Tarſengliedes angebracht iſt und 3. aus einem von Drüſenporen durchſetzten Wulſt, welcher dieſen tarſalen Kamm in ſeiner

ganzen Länge begleitet. Der Sporn stellt nach Janet (1895), welchem wir die eingehendste Untersuchung des Putzapparates verdanken, ein enormes, beweglich eingelenktes Haar dar (daher sind die Zähne seines Kammes nicht hohl), während dagegen die Zähne des tarsalen Kammes echten, gelenkig mit der Cuticula verbundenen Sinneshaaren gleichkommen. Der Apparat dient vor allem zur Reinigung der Antennen, welche zwischen den beiden Kämmen durchgezogen werden; dadurch wird der an ihnen haftende Schmutz abgestreift, während das aus den tarsalen Drüsen stammende Sekret die abgestreiften Partikelchen verbindet und so deren Entfernung erleichtert (s. Kap. VI, 1). — Zu bemerken ist noch, daß der Sporn keine eigene Muskulatur besitzt und daher die Annäherung der beiden Kämme lediglich durch die Flexion des Tarsus gegen die Tibia bewirkt wird.

Fig. 11.



Tibiotarsaler Putzapparat von Myrmica rubra L. *Dr.* Drüsenwulst, *K.* Spornkamm, *K'.* tarsaler Kamm, *m.* Muskulatur, *Sp.* tibialer Endsporn, *Tib.* Tibia, *Tars.* 1 erstes Tarsenglied. Nach Janet.

3. Das Abdomen.

Das Ameisenabdomen zeichnet sich besonders dadurch aus, daß das erste Segment oder die ersten zwei Segmente stark reduziert und verengt sind, wodurch „der eigentliche Hinterleib" durch ein „Stielchen" (Petiolus) vom Thorax getrennt erscheint. Die Form und die Größe des Stielchens ist bei den verschiedenen Gattungen und Unterfamilien recht verschieden und hängt natürlich in erster Linie davon ab, ob es ein- oder zweigliederig ist. — Wo nur ein Stielchenglied vorhanden, da trägt dasselbe dorsal eine mehr oder weniger hohe, verschieden gestaltete „Schuppe (s. Fig. 21). Ist das Stielchen aber zweigliederig, so ist das erste Glied gewöhnlich vorn dünn und zylindrisch, hinten knotenförmig verdickt, und das zweite Glied in seiner ganzen Ausdehnung knotenförmig (siehe Fig. 5). Das erste Glied hat außerdem „unten vorn fast immer einen kleinen Fortsatz als Hemmungsmittel für die zu starke Abwärtskrümmung des Stielchens, da sich dieser Fortsatz an das Metasternum stemmt (Mayr)".

Dem Stielchen verdankt die Ameise zum großen Teil ihre enorme Beweglichkeit und Gelenkigkeit und ihre Überlegenheit über alle anderen Insekten. Die Beweglichkeit ist natürlich um so größer, je länger das Stielchen, je lockerer die Artikulation seiner Glieder. Die zweigliederigen Stielchen sind demnach den eingliederigen in dieser Beziehung überlegen; ebenso wie die Stielchen mit niederer Schuppe oder kleinem Knoten eine weit größere Beweglichkeit erlauben als die mit hoher Schuppe oder großem Knoten. Denn die Schuppe sowohl wie die knotenförmigen Verdickungen stellen Sperrvorrichtungen dar, welche der Gelenkigkeit „eine bestimmte Grenze setzen, über welche hinaus dieselbe dem Tiere zum Schaden gereichen würde" (Fenger 1862). Außerdem

dürften sie auch dazu dienen, dem Stielchen eine größere Festigkeit und einen größeren Schutz zu gewähren.

Der auf den Petiolus folgende Abschnitt (der „eigentliche Hinterleib" oder „Gaster") artikuliert mit dem Stielchen gewöhnlich an seinem vordersten Ende, nur bei einer Gattung (Crematogaster) an seiner Oberseite (nahe dem Vorderende). Die Form des Gaster kann je nach der Spezies sehr verschieden sein: rund, oval, länglich, herzförmig usw. Bei den Ponerinen zeigt er zwischen dem ersten und zweiten Segment eine deutliche Einschnürung (Beginn der Bildung eines zweiten Petiolusgliedes). Die Zahl der Gastersegmente beträgt gewöhnlich 4 beim ♀ und ☿, 5 beim ♂. Das erste Segment ist in der Regel das größte, oft die Hälfte oder zwei Drittel des Gaster bedeckend; bei Myrmica (und anderen Ameisen) besitzt es vorn dorsal eine gerieste Platte (s. Fig. 5 *Str.*), auf welche sich ein Fortsatz vom zweiten Stielchengliede anlegt, wodurch ein Stridulationsorgan gebildet wird; denn durch Reiben der Platte gegen den Fortsatz (bei Auf- und Abbewegen des Abdomens) entstehen Geräusche (s. Kap. VI). — Eine biologisch besonders bemerkenswerte Eigenschaft des Gaster ist seine enorme Ausdehnungsfähigkeit. Wir werden unten mehrfach Fälle kennen lernen, in denen der Gaster zu einer riesigen Kugel aufgeschwollen erscheint; die Segmentplatten sind dann durch die dünnen Intersegmentalhäute weit voneinander getrennt. Diese Dehnbarkeit kommt nicht nur der Entwickelung der Eier zugute, sondern wird auch zur Ansammlung großer Nahrungsvorräte benutzt (Honigameisen, s. Kap. V, 2 b).

Als Anhänge des Abdomens sind die „Genitalanhänge" und der „Giftstachel" zu nennen. Erstere bieten lediglich morphologisches und systematisches Interesse und können daher hier übergangen werden, letzterer soll im Zusammenhang mit der Giftdrüse noch erwähnt werden.

B. Anatomie.

1. Der Darmkanal.

Am Darmkanal der Ameisen lassen sich in der Reihenfolge von vorn nach hinten folgende Abschnitte unterscheiden: Mundhöhle, Pharynx, Ösophagus, Kropf, Pumpmagen, Magen, Dünndarm und Rectum. Betreffs der Lage des Darmkanals und seiner Abschnitte bitte ich den schematischen Durchschnitt Fig. 5 zu Rate zu ziehen. Besonders in die Augen fallend ist die Länge der Ösophagus, welche durch das Vorhandensein des Stielchens bedingt ist. Denn erst im Gaster ist Raum für Erweiterungen des Darmrohres vorhanden. Den Biologen interessiert vom Darmkanal hauptsächlich der letzte Abschnitt des Vorderdarms, d. h. der Kropf und der „Pumpmagen", denn diese spielen im sozialen Leben der Ameisen eine hervorragende Rolle. — Der Kropf stellt eine sackartige Erweiterung des Vorderdarmes dar, in welcher die Ameisen die Nahrung sowohl für den eigenen Bedarf als auch besonders zur späteren Verteilung an ihre Kameraden und Larven aufspeichern. Man kann ihn deshalb mit Forel recht wohl als

„sozialen Magen" bezeichnen. Seine Wände sind dünn und ungeheuer elastisch, besitzen aber nur eine schwache Muskulatur. Wie enorm die Dehnbarkeit des Kropfes sein kann, darüber werden wir unten bei Besprechung der Honigameisen (Kap. V, 2 b) noch näheres erfahren.

Fig. 12 A.

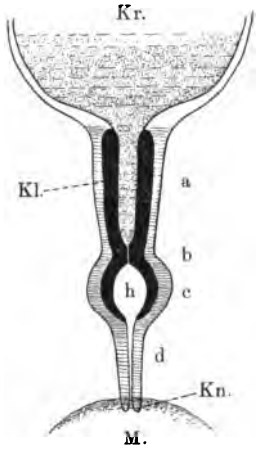
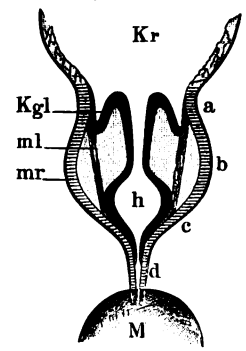


Fig. 12 B.



Pumpmagen A von Camponotus spec. B von Plagiolepis spec.; *a* Kelchregion, *b* Klappenregion, *c* Kugelregion, *d* zylindrischer Abschnitt, *h* Hohlraum der Kugel, *Kgl.* Kelchglocke, *Kl.* Kelchblätter, *Kn.* „Knopf", *Kr.* Kropf, *M.* Magen, *mr.* Ringmuskulatur, *ml.* Längsmuskeln. Nach Forel und Emery.

Der Kropf findet seine Fortsetzung in dem Pumpmagen (auch Kaumagen, Gésier oder Histème genannt). Derselbe dient einerseits dazu, Nahrung vom Kropf in den Magen zu pumpen, andererseits einen hermetischen Verschluß zwischen Kropf und Magen herzustellen. Der Bau des Pumpmagens ist keineswegs bei allen Ameisen der gleiche, sondern weist in den verschiedenen Gattungen oder Unterfamilien ganz beträchtliche Differenzen auf, so zwar, daß er auch als systematisches Gruppenmerkmal sehr gut zu verwenden ist. In seiner höchsten Ausbildung (bei den Camponotinen) besteht er aus folgenden Abschnitten: dem Kropf schließt sich zunächst der „Kelch" an, in welchem man vier lange chitinöse Blätter („Kelchblätter", sépales) unterscheiden kann. Weiter nach hinten folgt die verengte Region der Klappen und hinter diesen sehen wir wieder eine Erweiterung, welche als „Kugel" bezeichnet wird. Diese drei Abschnitte bilden den eigentlichen Schließ- und Pumpapparat. Derselbe steht nun nicht direkt mit dem Chylusmagen in Verbindung, sondern erst vermittelst eines engen Rohres, des sogenannten „zylindrischen Abschnittes", welcher im Inneren des Magens mit einer wulstigen Vorragung, dem „Knopf", endet (s. Fig. 12). Was die Muskulatur des Pumpmagens betrifft, so handelt es sich in der Hauptsache um Ringmuskeln (Konstriktoren), welche besonders kräftig in der Kugelregion ausgebildet sind; die Längsmuskeln treten dagegen ganz in den Hintergrund.

Von den vielen Modifikationen, die der Pumpmagen in den verschiedenen Gattungen usw. zeigt, seien nur einige hier erwähnt: Der Kelch bzw. die Kelchblätter können pilzhut- oder glockenförmig nach hinten umgeschlagen sein; dadurch rückt natürlich die Klappenregion nach vorn an die Grenze zwischen Pumpmagen und Kropf. Die umgeschlagene Kelchpartie nennt man „Kelchglocke (Fig. 12 B, *Kgl.*). Dieser Typus wird durch Plagiolepis und verwandte Gattungen repräsentiert. — Die Verkürzung des Pumpmagens, die hier angebahnt ist, kann noch weiter fortschreiten, indem auch die Klappenregion kürzer wird. Dadurch rückt die Kugelregion

an die Kelchglocke und wird von dieser ganz oder zum Teil verdeckt. Kommt nun noch hinzu, daß die Kelchglocke in den Kropf hineingezogen und daß ferner auch der „zylindrische Abschnitt" stark verkürzt wird oder ganz verschwindet, so kann es den Anschein haben, daß der Kropf direkt mit dem Chylusmagen in Verbindung tritt. Solche Typen finden wir in verschiedener Ausbildung bei den Dolichoderinen.

Ganz abweichend verhält sich der Pumpmagen der Dorylinen, Ponerinen und Myrmicinen. Hier können wir weder Kelch noch Kugel unterscheiden, sondern der ganze Apparat besteht lediglich aus einem einfachen zylindrischen, mit starker Ringmuskulatur ausgestatteten Rohre, in dessen Lumen eine Anzahl kräftiger chitinöser Längsfalten vorspringen. Die Beförderung der Nahrung vom Kropf in den Magen geschieht hier bei diesen einfachen Apparaten nicht durch Pumpbewegung, sondern durch peristaltische Kontraktionen.

Beim Ausbrechen der Nahrung (zum Zweck der Fütterung) spielt der Pumpmagen keine aktive Rolle, sondern lediglich die eines Verschlußapparates (vgl. auch Kap. V, 1). Auch der Kropf kann den Brechakt kaum einleiten, da dessen Muskulatur dazu viel zu schwach ist, deshalb glaubt Janet (1902) in dem Pharynx, der eine sehr kräftige Muskulatur besitzt, das Organ erblicken zu dürfen, welches das Ausbrechen bewirkt. Er nimmt an, daß durch bestimmte Bewegungen des Pharynx eine Saug- und Pumpwirkung erzielt wird, wodurch — je nach der Art und Reihenfolge der Kontraktionen — eine Füllung oder eine Entleerung des Kropfes erzielt wird. — Betreffs der Anatomie des Pumpmagens siehe besonders Forel (1878) und Emery (1888).

Die übrigen Abschnitte des Darmkanals: der Chylusmagen, Dünndarm mit den Malpighischen Gefäßen (4 bis 50 an der Zahl), das ampullenförmige Rectum mit den Rectaldrüsen weisen keine Besonderheiten auf und können hier übergangen werden. Die Drüsen der Mundregion und des Pharynx werden im Zusammenhange mit den übrigen Drüsen im nächsten Abschnitt noch besprochen.

2. Die Drüsen.

Drüsensekrete spielen im Leben der Ameisen (wie aller sozialen Insekten) eine große Rolle: sie dienen als Verteidigungsmittel, zur Ernährung der Brut, als Kitt zum Erbauen der Nester, als gegenseitiges Erkennungsmittel (Legitimation) usw. Kein Wunder also, daß der Ameisenkörper eine ganze Reihe verschiedenartiger Drüsen beherbergt.

a) Drüsen der Mund- und Pharyngealregion. — Jedes Mundextremitätenpaar besitzt eigene paarige Drüsen, die wir als Mandibular-, Maxillar- und Labial- (oder Speichel-)drüsen unterscheiden.

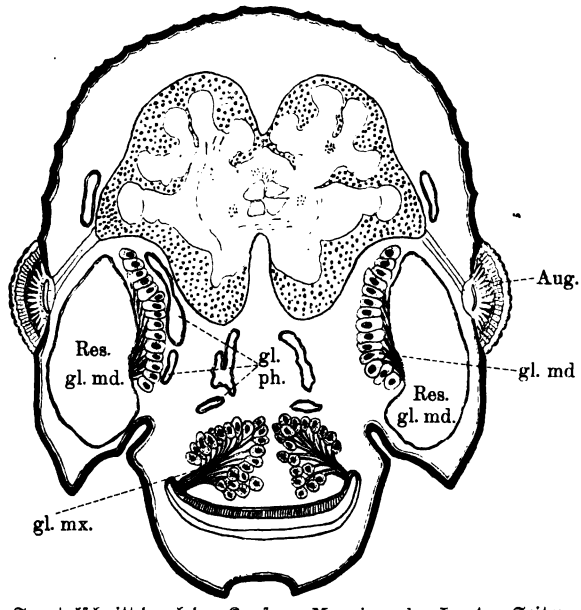
Die Mandibulardrüsen („Glande mandibulaire" Janets, „glandula mandibulae" Meinerts) sind gut entwickelt und bestehen aus zwei Teilen: dem drüsigen Teil, welcher aus einer großen Zahl einzelliger Drüsen besteht, und dem voluminösen Reservoir, welches an der Basis der Mandibeln mit einer spaltförmigen Öffnung nach außen mündet. Die Lage des mäch-

tigen Drüsenorgans wird am besten aus dem beigegebenen Frontalschnitt ersichtlich (Fig. 13 *gl. md.* und *Res. gl. md.*).

Die Maxillardrüsen („Glande maxillaire" Janets) sind viel unscheinbarer als die vorhergehenden. Sie bestehen aus einer Gruppe einzelliger Drüsen, deren Ausführgänge, zu Büscheln vereinigt, durch ein Cribellum jederseits in die vordere Partie der Mundhöhle einmünden (s. Fig. 13 *gl. mx.*).

Die Labialdrüse („glande labiale" Janets, glandulae pectorales Meinerts, Speicheldrüsen) gehört bezüglich ihrer (unpaaren) Mündung der Mundregion an, bezüglich des drüsigen Teiles aber der Brustregion. Wenn wir sie hier bei den Drüsen der Mundregion besprechen, so tun wir dies im Hinblick auf ihre Entstehung (aus einer Hauteinstülpung der Labialregion). — Die paarigen Drüsen sind ziemlich umfangreich und liegen dem Ösophagus dorsal und lateral an (s. Fig. 5 *gl. lb.*). Sie setzen sich aus vielen Follikeln (Acini) zusammen, welche in je einen Sammelkanal münden. Nach kurzem Verlauf schon vereinigen sich diese beiden Kanäle zu einem unpaaren Kanal („Speichelgang"), welcher nach vorn zieht, um zwischen Labium und Hypopharynx nach außen zu münden (s. Fig. 5 *D. gl. lb.*). Der Speichelgang zeichnet sich durch eine deutlich geringelte Intima aus, wodurch er etwas an Tracheen erinnert. Bei manchen Formen (z. B. Formica) sind nach Meinert die paarigen Sammelkanäle vor ihrer Vereinigung noch zu einem ziemlich umfangreichen Reservoir erweitert.

Fig. 13.



Frontalschnitt durch den Kopf von Myrmica rubra L.; *Aug.* Seitenaugen, *gl. md.* Mandibulardrüsen, *gl. mx.* Maxillardrüsen, *gl. ph.* Pharyngealdrüsen, *Res. gl. md.* Sammelreservoir der Mandibulardrüse. Nach Janet.

Für die Pharynxregion kommt nur ein Drüsenpaar in Betracht, nämlich die Pharyngealdrüse („glandes postpharyngeénes" Janets, „glandula verticis" Meinerts, „cephalic salivary gland" Lubbocks). Dieselben werden gebildet durch paarige Ausstülpungen der Wand des Vorderdarms, direkt hinter dem Pharynx. Sie stellen zwei Säcke mit handschuhfingerartiger Verzweigung dar, welche sich vor und über dem Gehirn ausbreiten. (Vgl. Fig. 5 *gl. ph.* und Fig. 13 *gl. ph.*)

Was die physiologische und biologische Bedeutung der Mund- und Pharynxdrüsen betrifft, so sind wir darüber noch schlecht unterrichtet. Wir können nur Vermutungen äußern. Für die Verdauung dürften ihrer Lage nach nur die Maxillar- und vor allem die Pharyngealdrüsen in Betracht kommen, da ja nur diese in das Lumen des Vorderdarmes münden. Die Mandibulardrüse liefert höchstwahrscheinlich den Kitt und den Mörtel zum Bauen; wir schließen dies daraus, daß bei den kartonfabrizierenden Ameisen (Lasius fuliginosus), welche des Zementes in besonderem Maße bedürfen, die fraglichen Drüsen besonders gut entwickelt sind (Meinert, Forel). Und was endlich die Labialdrüse betrifft, so dürfte diese wohl bei der Brutpflege eine Rolle spielen („Bespeicheln" der Eier, Larven usw. s. Kap. III). Mehr läßt sich heute noch nicht darüber sagen.

b) Thorakale Drüsen. — Außer der Labialdrüse kommt dem Thorax nur noch eine paarige Drüse zu, welche Meinert als „Glandula metathoracis" und Janet als „Glande de l'anneau médiaire" bezeichnet. Dieselbe liegt im Segment médiaire (zu beiden Seiten) und ist ziemlich stark entwickelt (s. Fig. 5, *Gl. metath.*); sie setzt sich aus zahlreichen einzelligen Drüsen zusammen, deren Ausführkanälchen durch eine Siebmembran in eine geräumige mit Luft gefüllte Höhlung münden. Letztere ist (wenigstens bei Myrmica) nur durch einen schmalen Spalt nach außen geöffnet. Nach Janet dient das Sekret dieser auffallenden Drüse vielleicht dazu, den für die gegenseitige Erkennung so wichtigen Nestgeruch auf dem Körper der Ameise zu fixieren.

c) Abdominale Drüsen. — Als Abdominaldrüsen kommen außer einigen kleinen intrasegmentalen Hautdrüsen (s. Fig. 5, *gl.* 9 und *gl.* 12) vor allem die Giftdrüse und die Analdrüsen in Betracht.

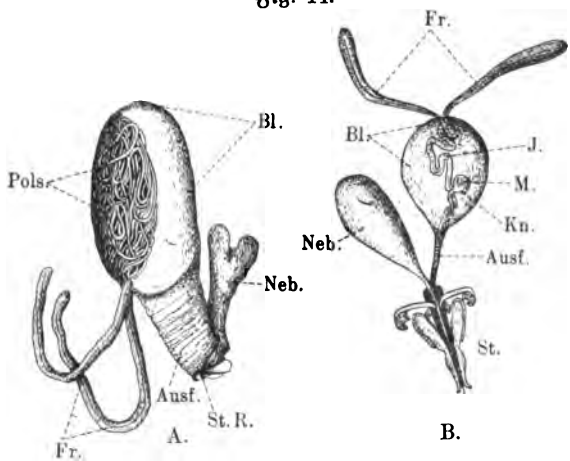
Die „Giftdrüse" findet sich bei den Weibchen und Arbeitern aller Ameisen und zwar stets in der hinteren Region des Abdomens ventral von der Rectalampulle gelegen. Sie stellt einen ziemlich komplizierten Apparat dar, an dem man folgende Teile unterscheiden kann: 1. den giftsezernierenden Abschnitt (die eigentliche Drüse), 2. das Sammelreservoir (Giftblase), 3. den ausführenden Abschnitt (mit oder ohne Stachel) und 4. die Nebendrüse (oder accessorische Drüse). Nach der Form und gegenseitigen Lagerung dieser Abschnitte unterscheidet Forel zwei Haupttypen, welche er als „Giftblase mit Polster" und „Giftblase mit Knopf" bezeichnet.

Bei beiden Typen zeigt die eigentliche Giftdrüse einen tubulösen Bau, und besteht aus einfachen Röhren, deren Wände durch die Drüsenzellen gebildet werden. Man kann einen paarigen und unpaaren Teil an ihr unterscheiden: ersterer ist frei, letzterer mit der Giftblase innigst verbunden bzw. in sie eingeschlossen. Handelt es sich nun um den ersten Typus („Giftblase mit Polster") so treten die beiden freien Drüsenenden dorsal am hinteren (distalen) Ende der Giftblase in diese ein, indem sie zugleich zu einem einzigen Rohr verschmelzen. Dieser unpaare eingeschlossene Drüsenabschnitt ist enorm lang — Forel maß 20 cm! — und muß sich deshalb in unzählige Windungen zusammenlegen. Dadurch wird ein großes, ovales, dichtes Polster gebildet, welches die dorsale Decke der Giftblase darstellt (Fig. 14 A). Die eigentliche

Mündung des Drüsenrohres in das Lumen der Giftblase liegt dem proximalen Ende derselben genähert. — Beim zweiten Typus (Giftblase „mit Knopf") dagegen vereinigen sich die paarigen freien Drüsenenden am proximalen Ende (am Gipfel) der Giftblase und treten hier als unpaares Rohr in dieselbe ein. Die Eintrittstelle ist jedoch (wie ja auch beim ersten Typus) nicht gleichbedeutend mit der Mündung, sondern das Drüsenrohr stülpt die Blasenintima vor sich ein und mündet erst nach mehrfachen Windungen mehr oder weniger weit von der Eintrittsstelle entfernt mit einer knopfförmigen Verdickung („Knopf") in das eigentliche Blasenlumen (Fig. 14 B).

Zu diesen Unterschieden der beiden Typen treten auch noch wesentliche Differenzen in der Bildung der ausführenden Abschnitte: beim ersten Typus ist der Ausführkanal sehr breit, nur wenig schmäler als die Blase und mündet, von einigen Stützbalken umgeben, frei ohne Stachel in die Kloake; beim zweiten Typus ist der Ausführkanal sehr schmal und dünn und steht mit einem Stachel in Verbindung.

Fig. 14.



Giftapparat A von Formica rufibarbis ♀; B von Myrmica laevinodis ♀: *Ausf.* Ausführgang des Giftapparates, *Bl.* Sammelblase, *Fr.* freie Enden der Drüse, *J.* in die Blasenintima eingeschlossener Teil des Drüsenschlauches, *Kn.* „Knopf", *M.* Mündung der Drüse in das Blasenlumen, *Neb.* Nebendrüse, *Pols.* „Polster", *St.* Stachel, *St. R.* Stachelrudiment.

Was die „Nebendrüse" betrifft, so ist dieselbe bei beiden Typen ziemlich übereinstimmend gebaut: sie stellt einen schlauch-, kugel- oder birnförmigen Sack dar, dessen Wand durch die Drüsenzellen gebildet wird und dessen Mündung direkt neben bzw. ventral von der Blasenmündung gelegen ist, von dieser nur durch eine schmale Falte geschieden.

Auf die Morphologie des Stachels will ich nicht näher eingehen und verweise in dieser Hinsicht auf die Arbeiten von Kraepelin, Dewitz, Beyer und Janet (1898). Nur das sei hier erwähnt, daß die vollkommenste Ausbildung des Stachels bei den Ponerinen, Myrmicinen und teilweise auch noch bei den Dorylinen zu finden ist, während er bei den Dolichoderinen nur noch sehr klein und schwach und bei den Camponotinen gänzlich rückgebildet bzw. nur noch in einigen als Stützbalken dienenden Chitinspangen vorhanden ist.

Der Giftapparat bildet die Hauptverteidigungswaffe der Ameisen. Wo ein Stachel vorhanden, wird das abgeschiedene Gift direkt in den Körper des Feindes injiziert; wo aber der Stachel rückgebildet ist, da beißen die Ameisen zuerst mit ihren Mandibeln eine Wunde in den feind-

lichen Körper, krümmen dann ihren Hinterleib nach vorn, um so das Gift in die Bißwunde zu spritzen. Wie weit die stachellosen Ameisen (Camponotini) ihr Gift zu spritzen vermögen, kann man am besten dadurch erfahren, daß man an einem heißen Sommertag einen größeren „Haufen" der Waldameisen beunruhigt: ein dichter, meterweit reichender Sprühregen ergießt sich sogleich aus der Nestkuppel, Gesicht und Hände des Friedensstörers befeuchtend. Da die Blase selbst nur eine schwache Muskulatur besitzt, so müssen wir annehmen, daß das Gift durch indirekte Muskelwirkung (Bauchpresse) ejiziert wird.

Die Wirkung des Ameisengiftes[1]) auf den Menschen ist nur unbedeutend und äußert sich meistens nur in sehr geringfügigen lokalen Entzündungen. Nur einige tropische Ameisen können schmerzhafte, auch mit Allgemeinerscheinungen verbundene Verletzungen verursachen. — Um so verderblicher ist die Wirkung des Giftes auf Ameisen und andere Insekten; hier wirkt es

Fig. 15 A.

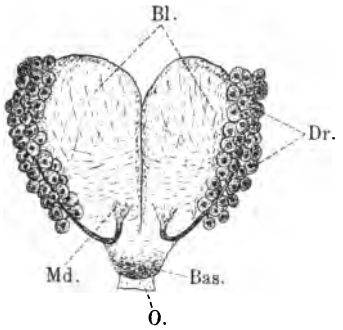
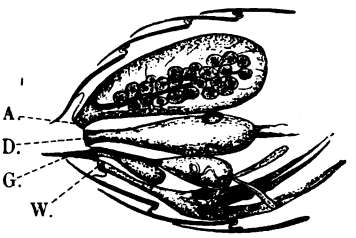


Fig. 15 B.



A Analdrüse von Bothriomyrmex meridionalis ♀; *Bas.* unpaarer distaler Abschnitt der Sammelblase (*Bl.*), *Dr.* Drüsen, *Md.* Mündung des Drüsenganges in die Blase, *O.* Mündung der Sammelblase nach außen.

B Topographie der Kloakengegend derselben Ameisenart; *A.* Analdrüse, *D.* Darm, *G.* Giftapparat, *W.* Geschlechtsorgan. Nach Forel.

meistens todbringend. Auch ohne daß es in eine Wunde eingedrungen, ruft die bloße Berührung oft schon Betäubungen hervor. Wenn man eine Anzahl Ameisen in eine Glasröhre zusammensperrt und sie zum Giftspritzen reizt, so gehen sie in kurzer Zeit an ihrem eigenen Gift zugrunde. — Die Ameisen tragen allerdings ein Gegenmittel bei sich und zwar in Drüsen, die ein alkalisches Sekret ausscheiden. Doch sind die Sekretmengen zu klein, um solche gewaltigen Säureergüsse zu neutralisieren. Janet glaubt, daß unter anderen auch die „Nebendrüse" ein alkalisches Sekret produziert, welches

[1]) Über die Natur des Ameisengiftes ist man noch keineswegs im Klaren. Man nennt zwar gewöhnlich die Ameisensäure als eigentliches Gift, doch ist diese Anschauung nach von Fürth (1903) keineswegs gerechtfertigt. „Überall wo man die Ameisensäure für die Giftwirkung eines Sekretes verantwortlich gemacht (Bienen, Prozessionsraupen, Brennesseln), konnte die Annahme einer strengen Kritik nicht standhalten. Man geht also schwerlich fehl, wenn man das Gift der Ameisen als eine ihrer Natur nach unbekannte Substanz bezeichnet."

dazu dient, den beim Ausspritzen im Stachel und dessen Umgebung verbleibenden Säurerest zu neutralisieren.

Wir haben endlich noch die Analdrüsen zu besprechen. Diese sind nicht, wie die Giftdrüsen, Gemeingut aller Ameisen (bzw. der ♀ und ☿), sondern kommen nur in der Unterfamilie der Dolichoderinen vor. Sie liegen im hinteren Ende des Abdomens über dem Darm, sind paarig angelegt und bestehen: erstens aus je einer ziemlich großen Sammelblase, welche bis zur Mitte des Abdomens nach vorn reichen kann, und zweitens aus dem der Blase seitlich angelagerten drüsigen Organ. Letzteres setzt sich aus lauter einzelligen Drüsen zusammen, welche ihr Sekret in einen gemeinsamen Kanal ergießen; dieser mündet nahe dem distalen Ende in die Blase (s. Fig. 15 A und B). Die beiden Blasen vereinigen sich gewöhnlich in ihrer hinteren (distalen) Hälfte und münden mit einer gemeinsamen unpaaren Öffnung nach außen bzw. in die Kloake, direkt oberhalb der Anusöffnung.

Was die biologische Bedeutung der Analdrüsen betrifft, so dienen dieselben bzw. deren Sekret nach Forel ebenfalls zur Verteidigung. Wenn Tapinoma oder andere Dolichoderinen sich zu verteidigen haben, so suchen sie ihre Feinde mit ihrem Abdomen zu berühren, aus dessen Spitze eine „hellweiße schaumige Flüssigkeit" hervorquillt. Letztere erzeugt bei den davon betroffenen Feinden eine außerordentlich heftige Wirkung. Das Analdrüsensekret von Tapinoma besitzt einen sehr starken charakteristischen Geruch, bei Bothriomyrmex, Dolichoderus u. a. erscheint es dagegen geruchlos.

3. Das Nervensystem.

Vom Nervensystem interessiert uns hier nur das Oberschlundganglion (das Gehirn); denn nur dieses bietet mit dem sozialen Leben zusammenhängende Besonderheiten dar, während die übrigen Abschnitte (Bauchmark[1]), periphere Nerven) dem allgemeinen Typus entsprechen.

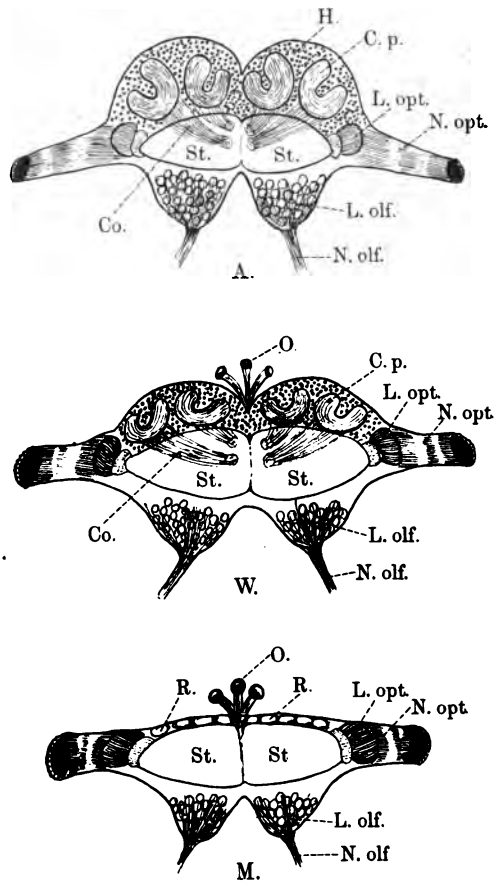
Durch eine senkrechte Mittelfurche wird das Ameisengehirn in zwei symmetrische Hälften (eine rechte und linke) geteilt, an denen man nach Rabl-Rückhard (1875) folgende Hauptabschnitte unterscheiden kann (Fig. 16 A., W. und M.): 1. Die von Leydig als „primäre Hirnlappen" bezeichneten Anschwellungen, welche gewissermaßen den „Grundteil" des Organs bilden („Gehirnstamm" Forels), 2. die jeden Primärlappen nach oben bedeckende „Helm- oder pilzhutförmige Hirnpartie", 3. die nach unten an die Primärlappen sich anschließenden Anschwellungen für die Antennennerven (Lobi olfactorii) und endlich 4. die beiderseits an die äußere Spitze des Gehirnstamms sich anlegenden Sehlappen (Lobi optici) nebst den aus ihnen hervorgehenden Sehnerven (Nervi optici).

Charakteristisch für das Ameisengehirn ist der zweite Abschnitt, die „pilzhutförmige Hirnpartie", in derselben fallen zunächst jederseits zwei

[1]) Die Zahl der Bauchganglien und ihre Lage ist auf dem schematischen Längsschnitt Fig. 5, *Ne.* zu ersehen.

U-förmig gekrümmte Gebilde auf (Fig. 16 *C. p.*), welche als „Corpora pedunculata“ oder als „Dujardinsche Körperchen“ bezeichnet werden. Dieselben sind umgeben von einer mehr oder weniger dicken zelligen Schicht (zellige Großhirnrinde). Jedes der Corp. pedunculata ist ferner durch einen „Stiel“ mit dem Gehirnstamm verbunden. Die Corpora sowohl als der Stiel lassen eine höchst feine fibrilläre Struktur erkennen.

Fig. 16.



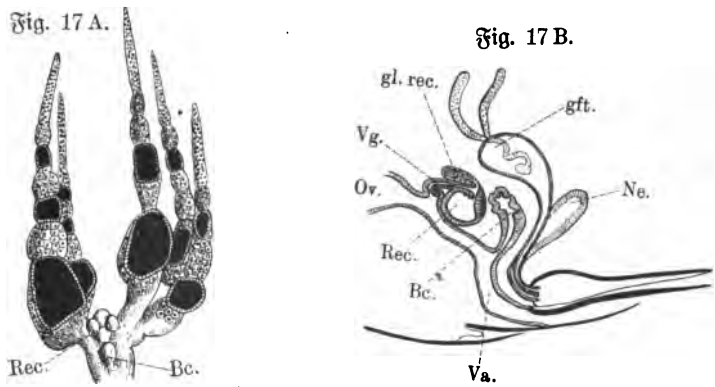
Schematischer Durchschnitt durch das Gehirn (Oberschlundganglion) von Lasius fuliginosus Ltr. A. Arbeiter, W. Weibchen, M. Männchen, *C. p.* Corpora pedunculata, *Co.* Commissuren (Stiele d. Corp. pedunculata), *H.* zellige Großhirnrinde, *L. olf.* Lobus olfactorius, *L. opt.* Lobus opticus, *N. olf.* Riechnerv, *N. opt.* Sehnerv, *O.* Ocellen, *R.* rudimentäres Großhirn des ♂, *St.* Gehirnstamm. Nach Forel.

Die „pilzhutförmigen Körper“ lassen sich zwar auch bei den meisten übrigen Insekten nachweisen, jedoch nur in ganz schwacher Ausbildung. Eine derartig mächtige Entfaltung, wie sie bei der Ameise vorkommt, finden wir sonst nur noch bei den höchststehenden sozialen Insekten, den Bienen und Wespen. Wir dürfen daher wohl mit gutem Rechte annehmen, daß die auffallend starke Entwickelung der Corpora pedunculata und der zelligen Rindenschicht mit den durch das soziale Leben bedingten höheren geistigen Fähigkeiten im Zusammenhang stehen, d. h., daß die Plastizität der Gehirntätigkeit von dem Grade der Ausbildung jener abhängt. Wir sind dazu um so mehr berechtigt, als die „pilzhutförmigen Körper“ bei den verschiedenen Ständen der Ameisen (Männchen, Weibchen und Arbeiter) große Differenzen aufweisen, beim ♂ sind sie ganz rudimentär, beim ♀ ziemlich gut entwickelt (etwa von der Höhe des Gehirnstammes) und beim Arbeiter stellen sie den mächtigsten Teil des ganzen Gehirns dar und erreichen fast die doppelte Höhe des Gehirnstammes (s. Fig. 16 A., W. und M.). Und diese Unterschiede entsprechen vollkommen der Höhe der geistigen Fähigkeiten bzw. der Anteilnahme am sozialen Leben, wie wir unten noch mehrfach erfahren werden.

4. Die Geschlechtsorgane.

Auf die Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane brauche ich mich nicht näher einzulassen, denn sie bietet kein spezielles Interesse für die Biologie dar. Die weiblichen Organe dagegen müssen wir wenigstens einer kurzen Betrachtung unterziehen: Sie bestehen wie bei den meisten Insekten 1. aus den paarigen Ovarien, 2. aus den paarigen Eileitern, 3. aus dem unpaaren Uterus mit der Vesicula seminalis und 4. der ebenfalls unpaaren Vagina mit der Begattungstasche.

Die Ovarien setzen sich aus einer Anzahl Eiröhren zusammen, in denen Ei- und Nährkammern abwechseln. Die Zahl der Eiröhren ist ungeheuer verschieden und kann je nach der Gattung zwischen zwei (Ponerinen) und mehreren Hundert (Eciton) schwanken. — Besonderes Interesse besitzt das Receptaculum seminis: dasselbe ist eine annähernd runde, unpaare



A Ovarium von Leptothorax emersoni Wheel. ♀; *Bc.* Bursa copulatrix, *Rec.* Receptaculum seminis (nach Holliday); B Schematischer Längsschnitt durch den weiblichen Ausführweg; *Bc.* Bursa copulatrix, *gft.* Giftdrüse, *gl. rec.* Anhangsdrüse des Receptaculum, *Ne.* Nebendrüse (des Giftapparates), *Ov.* Oviduct, *Rec.* Receptaculum, *Va.* Vagina, *Vg.* Verbindungsgang zwischen Receptaculum und Vagina. Nach Janet.

Blase, welche mit dem Uterus durch einen engen Kanal in Verbindung steht. Die Innenwand der Blase zeigt in der Umgebung der Mündung des letzteren mehrfach Faltenbildungen. Gewöhnlich münden auch noch ein Paar kleiner Anhangsdrüsen in das Blasenlumen. Das Receptaculum wird nur einmal im Leben des ♀ (auf dem Hochzeitflug) mit Spermatozoen gefüllt, und da die Ameisenweibchen mitunter ein sehr hohes Alter (9 bis 10 Jahre) erreichen und dabei fruchtbar bleiben, so müssen die Spermatozoen ebensoviele Jahre lebend in dem Receptaculum erhalten bleiben. Über die Verschlußmechanik des Spermaganges wie über die Art und Weise, wie die Spermatozoen von der Blase in den Uterus geschafft werden, darüber wissen wir noch nichts näheres [1]).

[1]) Bei den Bienen ist, wie Breßlau in jüngster Zeit gezeigt hat, der Verschlußapparat viel komplizierter als man bisher angenommen hat. Er stellt eine richtige Pumpe dar, welche die Spermatozoen aus der Blase in den Uterus pumpt (Spermapumpe).

Auch die Frage, ob jedes den Uterus passierende Ei befruchtet wird, oder ob manche Eier auch unbefruchtet die Vagina verlassen, ist noch nicht endgültig gelöst. — Die Verbindung des Receptaculum mit dem Uterus, ferner die Form und Lage der Begattungstasche und die Mündung der Vagina ist am besten aus dem schematischen Längsschnitt, Fig. 17 B zu ersehen.

Bisher haben wir nur die Geschlechtsorgane der echten Weibchen im Auge gehabt; wir müssen nun noch einen Blick auf die Geschlechtsorgane der Arbeiter werfen. — Gewöhnlich stellt man die Arbeiter als Wesen mit rudimentären Geschlechtsorganen den Königinnen gegenüber. Diese Auffassung ist aber durchaus nicht überall zutreffend; im Gegenteil — die meisten Arbeiter besitzen noch relativ gut entwickelte Geschlechtsorgane und sind auch fähig, Eier zu legen (vgl. Kap. III). Auch die Anschauung von Adlerz, daß den Geschlechtsorganen der Arbeiter stets das Receptaculum seminis fehlen soll, konnte Miß Holliday als irrtümlich nachweisen, indem sie bei einer großen Anzahl echter Arbeiter ein deutliches Receptaculum auffand. — Übrigens verhalten sich die einzelnen Gattungen und Arten ungeheuer verschieden bezüglich des Unterschiedes der Geschlechtsorgane von ♀ und ☿. Sehr groß ist derselbe bei den Dorylinen, wo z. B. die Königin von Eciton mehrere hundert Eiröhren besitzt, während bei den Arbeitern die Ovarien vollkommen rückgebildet sind. Auch bei den Camponotus-Arten ist die Differenz ziemlich auffällig und verhält sich die Zahl der Eiröhren von ♀ und ☿ etwa wie 7 bis 10 : 1. — Das Gegenteil davon sehen wir bei den Ponerinen, bei denen die Geschlechtsorgane von ♀ und ☿ nur wenig verschieden sind; ganz ähnlich verhalten sich auch gewisse Leptothorax und viele andere Ameisen.

Literatur.

Adlerz, Gottfr., Myrmecologiska Studier 2, Stockholm 1886.

André, Ed., Species des Hymenoptères 2, 5—19.

André, Erneſt, Les Fourmis. Paris 1885 (Kap. II).

Beyer, O. W., Der Giftapparat von Formica rufa, ein reduziertes Organ. In: Jen. Zeitschr. f. Nat. 25, 26 bis 112, 1891. Tafel III u. IV.

Bickford, Elisabeth, Über die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisenarbeiterinnen. In: Zool. Jahrb., 5. Abt., Syst. 1895, S. 1 bis 26. Taf. 1 u. 2.

Breßlau, E., Der Samenblasengang der Bienenkönigin. In: Zool. Anzeig. 29, 1905, 299 bis 323.

Dewitz, H., Über Bau und Entwickelung des Stachels der Ameisen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 28, 527 ff., 1877.

Emery, C., Über den sogen. Kaumagen einiger Ameisen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 46, 378 bis 412, 1888. Taf. 27 bis 29.

Emery, C., Intorno al Torace delle Formiche. In: Bull. Soc. Ent. Ital. 32, 1900.

Fenger, W. H., Allgemeine Ovismologie der Ameisen usw. In: Arch. f. Naturgesch. 28, 282 bis 352, 1862. Taf. 10 bis 12.

Fenger, W. H., Anatomie und Physiologie des Giftapparates bei den Hymenopteren. In: Arch. f. Naturgesch. 29, 139 bis 178, Taf. 9.

Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse 1874 (1. u. 2. Partie).

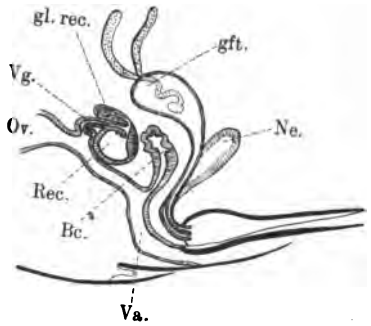
4. Die Geschlechtsorgane.

Auf die Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane brauche ich mich nicht näher einzulassen, denn sie bietet kein spezielles Interesse für die Biologie dar. Die weiblichen Organe dagegen müssen wir wenigstens einer kurzen Betrachtung unterziehen: Sie bestehen wie bei den meisten Insekten 1. aus den paarigen Ovarien, 2. aus den paarigen Eileitern, 3. aus dem unpaaren Uterus mit der Vesicula seminalis und 4. der ebenfalls unpaaren Vagina mit der Begattungstasche.

Die Ovarien setzen sich aus einer Anzahl Eiröhren zusammen, in denen Ei- und Nährkammern abwechseln. Die Zahl der Eiröhren ist ungeheuer verschieden und kann je nach der Gattung zwischen zwei (Ponerinen) und mehreren Hundert (Eciton) schwanken. — Besonderes Interesse besitzt das Receptaculum seminis: dasselbe ist eine annähernd runde, unpaare

Fig. 17 A.

Fig. 17 B.



A Ovarium von Leptothorax emersoni Wheel. ♀; *Bc.* Bursa copulatrix, *Rec.* Receptaculum seminis (nach Holliday); B Schematischer Längsschnitt durch den weiblichen Ausführweg; *Bc.* Bursa copulatrix, *gft.* Giftdrüse, *gl. rec.* Anhangsdrüse des Receptaculum, *Ne.* Nebendrüse (des Giftapparates), *Ov.* Oviduct, *Rec.* Receptaculum, *Va.* Vagina, *Vg.* Verbindungsgang zwischen Receptaculum und Vagina. Nach Janet.

Blase, welche mit dem Uterus durch einen engen Kanal in Verbindung steht. Die Innenwand der Blase zeigt in der Umgebung der Mündung des letzteren mehrfach Faltenbildungen. Gewöhnlich münden auch noch ein Paar kleiner Anhangsdrüsen in das Blasenlumen. Das Receptaculum wird nur einmal im Leben des ♀ (auf dem Hochzeitflug) mit Spermatozoen gefüllt, und da die Ameisenweibchen mitunter ein sehr hohes Alter (9 bis 10 Jahre) erreichen und dabei fruchtbar bleiben, so müssen die Spermatozoen ebensoviele Jahre lebend in dem Receptaculum erhalten bleiben. Über die Verschlußmechanik des Spermaganges wie über die Art und Weise, wie die Spermatozoen von der Blase in den Uterus geschafft werden, darüber wissen wir noch nichts näheres [1]).

[1]) Bei den Bienen ist, wie Breßlau in jüngster Zeit gezeigt hat, der Verschlußapparat viel komplizierter als man bisher angenommen hat. Er stellt eine richtige Pumpe dar, welche die Spermatozoen aus der Blase in den Uterus pumpt (Spermapumpe).

Auch die Frage, ob jedes den Uterus passierende Ei befruchtet wird, oder ob manche Eier auch unbefruchtet die Vagina verlassen, ist noch nicht endgültig gelöst. — Die Verbindung des Receptaculum mit dem Uterus, ferner die Form und Lage der Begattungstasche und die Mündung der Vagina ist am besten aus dem schematischen Längsschnitt, Fig. 17 B zu ersehen.

Bisher haben wir nur die Geschlechtsorgane der echten Weibchen im Auge gehabt; wir müssen nun noch einen Blick auf die Geschlechtsorgane der Arbeiter werfen. — Gewöhnlich stellt man die Arbeiter als Wesen mit rudimentären Geschlechtsorganen den Königinnen gegenüber. Diese Auffassung ist aber durchaus nicht überall zutreffend; im Gegenteil — die meisten Arbeiter besitzen noch relativ gut entwickelte Geschlechtsorgane und sind auch fähig, Eier zu legen (vgl. Kap. III). Auch die Anschauung von Adlerz, daß den Geschlechtsorganen der Arbeiter stets das Receptaculum seminis fehlen soll, konnte Miß Holliday als irrtümlich nachweisen, indem sie bei einer großen Anzahl echter Arbeiter ein deutliches Receptaculum auffand. — Übrigens verhalten sich die einzelnen Gattungen und Arten ungeheuer verschieden bezüglich des Unterschiedes der Geschlechtsorgane von ♀ und ☿. Sehr groß ist derselbe bei den Dorylinen, wo z. B. die Königin von Eciton mehrere hundert Eiröhren besitzt, während bei den Arbeitern die Ovarien vollkommen rückgebildet sind. Auch bei den Camponotus-Arten ist die Differenz ziemlich auffällig und verhält sich die Zahl der Eiröhren von ♀ und ☿ etwa wie 7 bis 10 : 1. — Das Gegenteil davon sehen wir bei den Ponerinen, bei denen die Geschlechtsorgane von ♀ und ☿ nur wenig verschieden sind; ganz ähnlich verhalten sich auch gewisse Leptothorax und viele andere Ameisen.

Literatur.

Adlerz, Gottfr., Myrmecologiska Studier 2, Stockholm 1886.

André, Ed., Species des Hymenoptères 2, 5—19.

André, Ernest, Les Fourmis. Paris 1885 (Kap. II).

Beyer, O. W., Der Giftapparat von Formica rufa, ein reduziertes Organ. In: Jen. Zeitschr. f. Nat. 25, 26 bis 112, 1891. Tafel III u. IV.

Bickford, Elisabeth, Über die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisenarbeiterinnen. In: Zool. Jahrb., 5. Abt., Syst. 1895, S. 1 bis 26. Taf. 1 u. 2.

Breßlau, E., Der Samenblasengang der Bienenkönigin. In: Zool. Anzeig. 29, 1905, 299 bis 323.

Dewitz, H., Über Bau und Entwickelung des Stachels der Ameisen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 28, 527 ff., 1877.

Emery, C., Über den sogen. Kaumagen einiger Ameisen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 46, 378 bis 412, 1888. Taf. 27 bis 29.

Emery, E., Intorno al Torace delle Formiche. In: Bull. Soc. Ent. Ital. 32, 1900.

Fenger, W. H., Allgemeine Ovismologie der Ameisen usw. In: Arch. f. Naturgesch. 28, 282 bis 352, 1862. Taf. 10 bis 12.

Fenger, W. H., Anatomie und Physiologie des Giftapparates bei den Hymenopteren. In: Arch. f. Naturgesch. 29, 139 bis 178, Taf. 9.

Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse 1874 (1. u. 2. Partie).

Forel, Aug., Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 30, Supplbd. S. 26 bis 68, 1878. Taf. 3 u. 4.

Forel, Aug., Études myrmecologiques en 1878 (avec l'anatomie du gésier des fourmis). In: Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 15, 337—392, 1878, Taf. 23.

Forel, Aug., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. München 1901.

Fürth, O. von, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903, S. 346 bis 348.

Hilzheimer, Max, Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren. In: Jen. Zeitschr. f. Nat. 39, 119 bis 150, 1904, Taf. 2.

Holliday, Margaret, A Study of some ergatogynic Ants. In: Zool. Jahrb. Syst. 19, 293—328, 1903. 16 Fig.

Janet, Charles, Sur la Morphologie du squelette des segments postthoraciques chez les Myrmicides. Beauvais 1894.

Janet, Charles, Sur l'Anatomie du pétiole de la Myrmica rubra. Paris 1894.

Janet, Charles, Sur l'Organe de nettoyage tibio-tarsien de Myrmica rubra. In: Ann. Soc. Ent. Fr. 63 (1894).

Janet, Charles, Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra. Lille 1898.

Janet, Charles, Aiguillon de la Myrmica rubra; Appareil de fermeture de la gland a venin. Paris 1898.

Janet, Charles, Anatomie du Corselet de la Myrmica rubra Reine. Paris 1898.

Janet, Charles, Sur les Nerves céphaliques, les Corpora allata etc. Paris 1899.

Janet, Charles, Essai sur la Constitution morphologique de la Tête de l'Insecte. Paris 1899.

Janet, Charles, Anatomie du Gaster de la Myrmica rubra. Paris 1902.

Janet, Charles, Observations sur les Fourmis. Limoges 1904.

Kraepelin, C., Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwickelungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Tiere. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 23, 1873.

Leydig, Fr., Zur Anatomie der Insekten. In: Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 56 bis 59. Taf. 24.

Lubbock, Sir John, On some Points in the Anatomy of Ants. In: The monthl. micr. Journ. 1877.

Lubbock, Sir John, On the Anatomy of Ants. Trans. Lin. Soc. 1879.

Mayer, G., Die europäischen Formiciden. Wien 1861.

Meinert, Fr., Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. In: Dansk Vetensk. Selskabs. 5 (1860).

Rabl-Rückhard, Studien über Insektengehirne. Das Gehirn der Ameise. In: Reicherts Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878.

Zweites Kapitel.

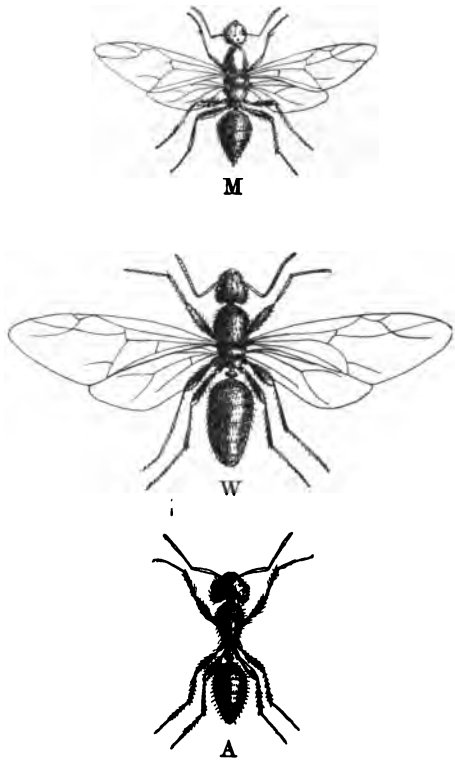
Polymorphismus.

Unter Polymorphismus verstehen wir die Eigenschaft einer Art, sich in mehrere verschiedene Formen zu differenzieren, die alle mehr oder weniger regelmäßig bei jeder „Generation oder bei gewissen Generationen als Kinder der gleichen Eltern wieder erzeugt werden“ (Forel).

Bei den Ameisen ist diese Eigenschaft in hohem Maße ausgebildet. Beruht doch die Organisation und die weitgehende Arbeitsteilung des Ameisenstaates zum größten Teil auf derselben.

Normalerweise unterscheiden wir drei Formen: geflügelte Männchen (♂), geflügelte Weibchen (♀) und ungeflügelte Arbeiter (☿). Nur in ganz seltenen Ausnahmen, bei parasitisch lebenden Ameisen (Anergates, Epoecus usw.) ist die Arbeiterform in Wegfall gekommen; sonst findet sie sich überall. In vielen Fällen kommen aber zu den drei klassischen Formen durch weitere sekundäre Spaltung noch mehrere andere hinzu; oder es können auch die normalen Formen durch andere vertreten werden, wie z. B. die geflügelten Männchen durch ungeflügelte usw. Der Polymorphismus ist also keineswegs bei allen Ameisen nach dem typischen Schema durchgeführt, sondern dasselbe ist häufig stark modifiziert und kompliziert.

Fig. 18.



Die drei typischen Formen: M Männchen (♂), W Weibchen (♀), A Arbeiter (☿) von Camponotus ligniperdus Ltr. Nach André.

1. Die drei typischen Formen.

Wo der normale Trimorphismus vorliegt, da ist die Unterscheidung der drei Stände leicht.

a) Männchen (♂) und Weibchen (♀). Die beiden typischen Geschlechtsformen haben den Besitz von Flügeln und als Folge davon die starke Entwickelung des Mesothorax, und ferner das Vorhandensein von drei Stirnozellen gemeinsam; andererseits aber unterscheiden sie sich in mehreren Punkten sehr wesentlich voneinander.

Die auffälligste Differenz besteht in der Kopfbildung: Der Kopf des ♂ ist unverhältnismäßig kleiner uud flacher als der des ♀, dabei sind die Seitenaugen des ersteren gewöhnlich viel größer als die des letzteren. Auch die Fühler des ♂ verhalten sich häufig verschieden von denen des ♀, indem sie aus einer größeren Gliederzahl bestehen können oder durch starke Verkürzung des Schaftes der charakteristischen Teilung in Schaft und Geißel ganz zu entbehren scheinen. Die Kiefer des ♂ sind meist schwächer als die des ♀. Das Abdomen des ♂ besteht gewöhnlich aus sieben, beim ♀ nur aus sechs sichtbaren Segmenten. Der Habitus des ♂ ist fast immer viel schlanker und zarter als der des ♀.

Zu diesen morphologischen Unterschieden kommen häufig auch noch Färbungsdifferenzen hinzu: so findet man nicht selten bei Arten, deren ♀♀ und ☿☿ hell gefärbt sind, dunkle oder gar schwarze ♂♂ (z. B. Polyergus) und auch umgekehrt bei schwarzen ♀♀ helle ♂♂ (z. B. Myrmecocystus) usw.

Bezüglich der geistigen Fähigkeiten ist das ♀ dem ♂ weit überlegen; denn letzteres hat nur „sehr schwache Instinkte und ganz rudimentäre oder mangelnde geistige Plastizität", entsprechend dem rudimentären Großhirn, während das Weibchen ein gut entwickeltes Gehirn und ebenso gut entwickelte geistige Fähigkeiten besitzt.

b) Weibchen und Arbeiter. Die Arbeiterform ist aus der Weibchenform hervorgegangen durch Rückbildung der Flügel und durch Reduktion der Geschlechtsorgane. Auf diesen beiden Momenten basieren auch die durchgreifendsten Unterscheidungsmerkmale zwischen ♀ und ☿. Das Fehlen oder Vorhandensein von Flügeln hat natürlich einen wesentlichen Einfluß auf die Konfiguration des Thorax, speziell des Mesothorax. Entsprechend der kräftigen Muskulatur, welche für die Flügel nötig ist, ist dieser Brustabschnitt beim ♀ ungleich voluminöser als beim ☿: bei letzterem ist das Mesonotum kaum größer, oft sogar viel kleiner als das Pronotum, beim ♀ dagegen ist es enorm vergrößert, und zwar auf Kosten des Pronotum, welches auf ein schmales hufeisenförmiges Stück reduziert, vom Mesonotum dorsal vollkommen überlagert ist (s. Fig. 21, *B* und *C*). Ferner ist der weibliche Mesothorax auch distalwärts beträchtlich verlängert, indem sich ihm noch mehrere gesonderte Stücke wie das Prosctellum, Scutellum, und Postscutellum nach hinten zu anreihen, während diese Stücke dem Arbeiter größtenteils fehlen. Da nun die dorsalen Brustabschnitte beim ♀ auch viel stärker gewölbt, und endlich auch die sternalen Abschnitte mächtiger entfaltet sind, so ergibt sich eine auf-

fallende Höhe des weiblichen Thorax, welcher die Höhe des Arbeiterthorax um das Doppelte übertreffen kann (vgl. Fig. 21, *B* und *C*). Die Form des weiblichen Thorax wird dadurch so charakteristisch, daß an ihm das ♀ stets leicht zu erkennen ist, auch wenn es seine Flügel abgeworfen hat und auch vielleicht sonst dem ☿ sehr ähnlich sein soll.

Was nun das zweite Moment, die Entwickelung der Geschlechtsorgane betrifft, so wird dadurch die Form und die Größe des Hinterleibes in Mitleidenschaft gezogen, insofern, als er bei gut entwickelten Ovarien größer und gewölbter ist als bei schwächer entwickelten oder rudimentären. So lassen sich denn die ☿☿ von den ♀♀ auch an dem merklich kleineren und flacheren Abdomen gewöhnlich gut unterscheiden.

Auch bezüglich der gesamten Körpergröße existieren vielfach auffallende Unterschiede zwischen ♀ und ☿. Manchmal sind die Größendifferenzen ganz kolossale, wie z. B. bei den Dorylinen (s. Fig. 19) oder bei Carebara vidua, deren ☿ winzig klein ist und kaum $1^1/_2$ mm Länge erreicht, deren ♀ dagegen nicht weniger als 22 mm lang und 8 mm breit wird — ein Fall, der ziemlich vereinzelt im ganzen Tierreich dastehen dürfte. Gewaltige Größendifferenzen herrschen auch bei vielen unserer einheimischen Arten, so in der Gattung Lasius, Tetramorium, Pheidole, Crematogaster, Acantholepis, Plagiolepis u. a. Andererseits gibt es aber auch Arten, deren ♀ und ☿ bezüglich ihrer Körpergröße nur wenig oder gar nicht voneinander abweichen (verschiedene Ponerinen, Leptothorax usw.). Und zwischen diesen Extremen stehen eine Reihe Zwischenstufen mit mäßigen Größendifferenzen, wie sie z. B. die Formica- und Camponotus-Arten aufweisen.

Als ein weiterer Unterschied zwischen ♀ und ☿ ist die Bildung des Kopfes zu erwähnen: Der Kopf des ☿ ist relativ größer und gewölbter als der des ♀; sodann fehlen dem ersteren die drei Stirnozellen gewöhnlich ganz oder sind nur schwach entwickelt, während sie beim ♀ stets gut ausgebildet sind. Die Seitenaugen sind beim ☿ meistens kleiner als beim ♀. Der weibliche Kopf nimmt also bezüglich der Größe als auch der Augenbildung gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen dem männlichen Kopf einerseits und dem Arbeiterkopf andererseits ein. Die geistigen Fähigkeiten der ☿☿ sind, entsprechend der mächtigen Entfaltung des Großhirns, hoch entwickelt, was sich besonders in einer auffallenden geistigen Plastizität kundgibt.

2. Atypische Formen und weitere Formspaltungen.

Die hier besprochenen drei typischen Formen können, wie schon gesagt, entweder durch andere (atypische) vertreten werden oder durch Spaltung noch um eine oder mehrere vermehrt werden.

Die verschiedenen männlichen Formen.

Außer der typischen geflügelten Form kommen mehrfach auch atypische ungeflügelte ♂♂ vor. Wir kennen bis jetzt zwei verschiedene Kategorien solcher:

a) Degenerierte ♂♂ (der parasitisch lebenden, arbeiterlosen Gattung Anergates), deren phylogenetische Abstammung aus geflügelten ♂♂ „durch

die ganze Gestalt und das Vorhandensein embryonaler Flügelanlagen in der Puppe sowie kleiner Flügelnarben bei der Imago als nachgewiesen betrachtet werden kann" (s. Fig. 49).

b) Ergatomorphe ♂♂, welche von dem typischen Ameisenmännchen habituell stark verschieden sind und viel mehr den ☿☿ gleichen, so zwar, daß es manchmal schwer wird, sie von denselben zu unterscheiden. Diese merkwürdige Männchenform kommt bei verschiedenen Gattungen vor, so bei Cardiocondyla, Formicoxenus, Ponera-Arten usw. Die ergatomorphen ♂♂ scheinen die geflügelten stets vollkommen zu ersetzen, denn noch bei keiner Art sind die beiden Formen gleichzeitig nebeneinander nachgewiesen worden[1]). Wie sind solche Männchen entstanden? „Die Frage ist noch ganz unklar, obwohl im ersten Moment die Regression eines normalen Männchens, das seine Flügel allmählich verliert und schließlich arbeiterähnlich wird, als wahrscheinlichste Erklärung erscheint" (Forel).

Daß der Ergatomorphismus der ♂♂ nicht monophyletisch entstanden ist, braucht in Anbetracht des getrennten spontanen Vorkommens bei den verschiedensten Gattungen kaum betont zu werden. Es handelt sich hierbei zweifellos um Konvergenzerscheinungen, deren Ursache hauptsächlich im Aufgeben des Hochzeitsfluges zu sehen ist.

Die verschiedenen weiblichen Formen.

Im weiblichen Geschlechte sind eine ganze Anzahl atypischer Formen bekannt, und zwar nicht nur ungeflügelte, sondern auch unter den primär geflügelten ♀♀ sind mehrfach Abweichungen vom normalen Typus und sekundäre Spaltungen beobachtet worden.

Betrachten wir zunächst die geflügelten Formen, so kommen folgende Modifikationen vor:

1. Mikrogynen oder Zwergweibchen, welche sich von dem normalen ♀ nur durch die geringere (oft nur halbe) Größe und den etwas schmäleren Thorax auszeichnen. Solche Zwergformen sind ziemlich häufig beobachtet: bei einigen Myrmica- und Leptothorax-Arten, bei Formica fusca, microgyna, pallidefulva, Formicoxenus nitidulus, Pheidole ceres u. a. (Forel, Wasmann, Adlerz, Wheeler, Holliday). Ob die Mikrogynen die normalen ♀♀ vollkommen verdrängen und ersetzen können, ist noch fraglich; bei Formica microgyna scheint dies allerdings der Fall zu sein, da Wheeler in den Kolonien derselben stets nur Zwergweibchen angetroffen hat.

2. „β-Weibchen", welche den normalen (α-)Weibchen zwar an Größe gleich, sich aber durch verschiedene andere Merkmale (wie Verdickung der Beine, stärkere Behaarung usw.) von diesen unterscheiden. Dieser Dimorphismus, d. h. die Spaltung in α- und β-Weibchen ist bis jetzt nur bei Lasius latipes (aus Nordamerika) beobachtet (durch Wheeler). Möglicherweise sind aber auch diejenigen Fälle, wo die ♀♀ sehr ungewöhnliche Charaktere aufweisen

[1]) Emery glaubte dies zwar für Ponera punctatissima festgestellt zu haben; er berichtigte sich aber später selbst dahin, daß das betreffende geflügelte ♂ einer anderen Art angehörte.

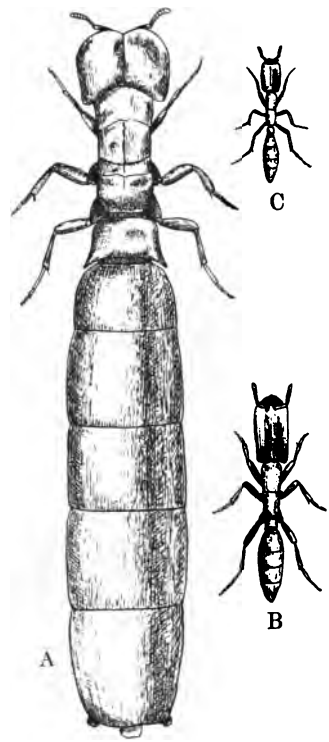
(wie bei Formica ciliata, oreas usw.), auf eine derartige Spaltung und nachträgliches Aussterben der α-Form zurückzuführen.

3. Makronote brachyptere Weibchen, welche sich von der normalen Form durch den auffallend breiten Thorax und kürzere Flügel unterscheiden. Diese Form ist nach Wasmann (1897) eine pathologische Erscheinung, verursacht durch die Anwesenheit von Socialparasiten (Lomechusa) in der Kolonie. Sie ist bis jetzt nur bei einigen Formica-Arten beobachtet.

Unter den ungeflügelten Weibchen lassen sich weitere drei Kategorien unterscheiden:

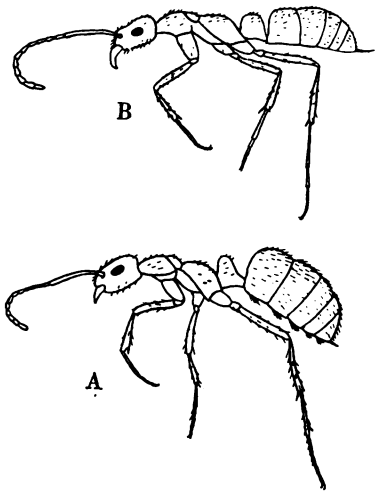
4. Dichthadoide Weibchen. Diese kommen ausschließlich bei den Dorylinen (Wanderameisen) vor, und zwar als die einzige weibliche Form. Sie sind höchst merkwürdige, vollkommen flügel- und meist auch augenlose Geschöpfe von enormer Größe (bis 50 mm) und

Fig. 19.



Dorylus conradti Em. *A* dichthadoides Weibchen, *B* größter Arbeiter, *C* kleinster Arbeiter. Nach Emery.

Fig. 20.



Ergatoides Weibchen (*A*) und normaler Arbeiter (*B*) v. Leptogenys elongata Buckl. Nach Wheeler.

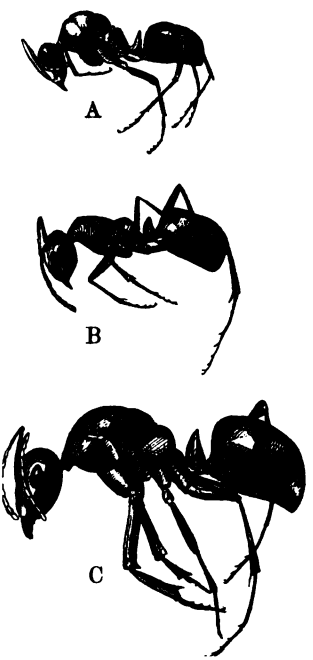
besitzen einen von den Arbeitern durchaus verschiedenen Habitus, so daß sie ursprünglich gar nicht als die ♀♀ der Wanderameise erkannt, sondern als ein besonderes Hymenopteren-Genus unter dem Namen Dichthadia beschrieben wurden.

Wir kennen bis heute erst von wenigen Dorylinen die Weibchen, obwohl man schon seit längerer Zeit mit besonderem Eifer danach fahndet[1]).

[1]) Bekannt sind die ♀♀ von Dorylus helvolus (früher als Dichthadia beschrieben), Anomma nigricans, Aenictus abeillei (früher als Alaopone beschrieben), Eciton carolinense, coecum (früher als Pseudodichthadia beschrieben), schmitti und opacithorax.

5. Ergatoide Weibchen, welche im Gegensatz zu den dichthadoiden den Arbeitern sehr ähnlich sind, so zwar, daß man mitunter sie kaum davon zu trennen vermag. Sie unterscheiden sich von den Arbeitern fast nur durch ihre bedeutendere Körpergröße, die etwa der der normalen Königin entspricht, und durch den dickeren Hinterleib, während die Brustbildung und überhaupt der ganze Habitus durchaus der Arbeiterform gleichkommt. Die ergatoiden Weibchen kommen vor allem bei den niederen Ameisen, den Ponerinen vor (Ponera, Odontomachus, Pachycondyla, Anochetus, Leptogenys) und scheinen hier vielfach sogar die einzige Weibchenform zu sein (Emery, Wheeler). Aber auch bei höheren Ameisen trifft man zuweilen solche arbeiterähnliche Weibchen an; ziemlich häufig sind sie z. B. bei Polyergus rufescens beobachtet, und zwar schon durch P. Huber, der sie „femelles aptères" bezeichnet hat. Nach Wasmann sind die ergatoiden Polyergus-♀♀ sehr konstant und zeigen weder zu den normalen ♀♀ noch auch zu ☿☿ Übergänge. Wahrscheinlich sind diese Formen dadurch entstanden, daß einzelnen Arbeiterlarven von Polyergus, welche schon über das Stadium, in welchem bei den weiblichen Larven die Flügelanlage sich zu entwickeln pflegt, hinaus sind, nachträglich noch besondere (königliche) Pflege zuteil wurde. Dadurch konnte wohl noch die Körpergröße und vor allem die Entwickelung der Ovarien und des Abdomens beeinflußt werden, nicht mehr aber die Entwickelung des Thorax, da die Entscheidung über die Entwickelungsrichtung desselben bereits gefallen ist.

Fig. 21.



Pseudogyne (*A*), normaler Arbeiter (*B*) und befruchtetes Weibchen (*C*) von Formica sanguinea. Nach Wasmann.

6. Pseudogynen. Dieselben sind dadurch charakterisiert, daß Kopf und Brust einen weiblichen Bau zeigen, während das Abdomen ein typisches Arbeiterabdomen darstellt. Es sind krüppelhafte Wesen (auch in ihren psychischen Fähigkeiten), welche wie die makronoten brachypteren ♀♀ in das Gebiet der Pathologie gehören, und auch durch die gleichen Ursachen, nämlich durch die Anwesenheit von Ameisengästen (Lomechusa, Xenodusa oder Atemeles) veranlaßt werden.

Die Pseudogynen sind in Gegenden, wo die genannten Käfer vorkommen, eine häufige Erscheinung, und können so überhand nehmen, daß die betreffenden Kolonien daran zugrunde gehen; denn sie sind weder zur Fortpflanzung, noch zur Verrichtung von Arbeiten fähig. Am häufigsten sind sie bei Formica sanguinea, rufa, pratensis, rubicunda, ferner kommen sie auch bei verschiedenen Myrmica- und einigen nordamerikanischen Camponotus-

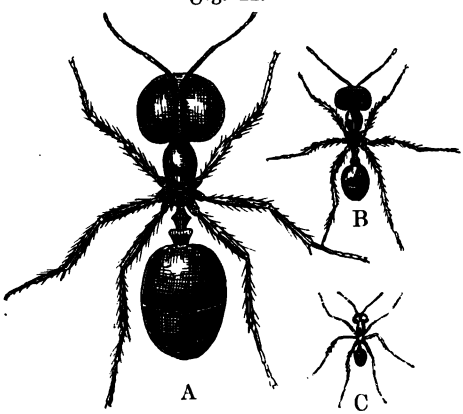
Arten vor, auch von Pheidologeton diversus ist ein pseudogynes Exemplar[1]) beschrieben (Emery).

Die verschiedenen Arbeiterformen.

1. Inkompletter Polymorphismus. Wenn wir den Weg, welchen vermutlich die Spezialisierung der Arbeiterkaste gegangen, verfolgen wollen, so müssen wir mit dem inkompletten Polymorphismus beginnen. Derselbe ist dadurch charakterisiert, daß die Arbeiter einer Ameisenart in verschiedenen Formen auftreten, die aber nicht scharf voneinander zu trennen sind, sondern durch Übergänge miteinander verbunden sind. Die Unterschiede, die hier in Betracht kommen, beziehen sich in erster Linie auf die Körpergröße; allerdings gehen mit dieser oft auch andere morphologische Differenzen Hand in Hand.

Wir können bei dem unvollständig polymorphen Arbeiter wohl von großen, mittleren und kleinen Formen reden, ohne aber scharfe Grenzen zwischen denselben ziehen zu können. Vom größten bis zum kleinsten läßt sich eine mehr oder weniger vollständige Reihe von Übergängen herstellen; dabei ist der Abstand zwischen den Extremen oft ein ganz enormer, wie z. B. bei der Gattung Pheidologeton und den großen brasilianischen Atta-Arten, wo die Riesen über 15 mm und die Zwerge kaum 2 mm lang sind, oder bei Anomma wilwerthi (aus Afrika), wo sich die Riesen zu den Zwergen wie 13 : 2,4 verhalten usw. Auch bei vielen paläarktischen Arten ist der inkomplette Polymorphismus stark ausgebildet, so bei den verschiedenen Camponotus, Myrmecocystus und den körnersammelnden Messor-Arten, bei welch letzteren die größte Form vier- bis fünfmal länger als die kleinste sein kann. Andererseits gibt es aber auch einen leichten inkompletten Polymorphismus mit nur geringen Unterschieden, wie z. B. bei den Leptothorax-Arten.

Fig. 22.



Inkompletter Arbeiterpolymorphismus. Großer (*A*), mittlerer (*B*) und kleiner (*C*) Arbeiter von Pheidologeton diversus. Aus Weismann.

Wie oben schon bemerkt, sind mit den Größendifferenzen häufig auch andere Unterschiede verbunden. So variieren bei den Dorylinen Hand in Hand mit der Körpergröße auch die Form des Kopfes und der Fühler gar nicht unbeträchtlich. Der Kopf wird beim Kleinerwerden des Arbeiters ent-

[1]) Ob diese Pheidologeton-Pseudogyne ebenfalls durch die Anwesenheit eines Ameisengastes verursacht ist, wissen wir nicht. Es bleibt dies auch für die morphologische Natur der Pseudogynen ganz gleichgültig. Da bis jetzt nur ein einziges pseudogynes Exemplar von Pheidologeton bekannt ist, kann es sich sehr wohl um eine rein zufällige Ernährungsstörung der betreffenden Larve gehandelt haben.

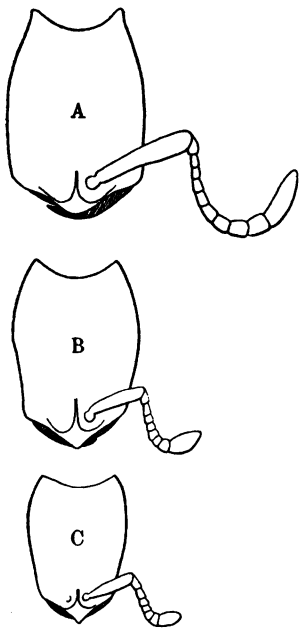
weder kürzer und breiter oder schmäler und länger, gleichzeitig springt der Clypeus weiter vor und nimmt eine dreieckige spitze Form an, und endlich — was am auffallendsten ist — wird auch die Zahl der Fühlerglieder reduziert. Im folgenden ein Beispiel davon:

Anomma wilwerthi

Körperlänge 13 mm	Clypeus nicht vorspringend	Kopf vorn deutlich breiter als hinten; Fühler 11-gliederig.
„ 10 „	„ „	
„ 6 bis 3,5 mm:	Clypeus deutlich vorspringend	
„ 3 „ 2,4 „	Kopf vorn schmäler als hinten; Clypeus vorspringend, zugespitzt; Fühler 9- bzw. 8-gliederig.	

Damit ist aber die Mannigfaltigkeit des inkompletten Arbeiterpolymorphismus noch nicht erschöpft; manchmal hat z. B. der große ☿ „sonderbare Hörner, Auswüchse u. dergl., die dem kleinsten fehlen oder umgekehrt" usw. Kurz, die Erscheinungen dieses Polymorphismus sind überaus verschiedenartig und dabei sehr verbreitet; „es gibt vielleicht ebensoviele Ameisenarten mit unvollständigem Polymorphismus, wie solche mit monomorphen Arbeitern" (Forel).

Fig. 23.



Kopfformen verschieden großer Arbeiter von Anomma wilwerthi. *A* Fühler 11-gliederig, *B* Fühler 9-gliederig, *C* Fühler 8-gliederig. Nach Emery.

2. Kompletter Dimorphismus; Soldat (♃). Sterben nun bei einer Ameise von den unvollständig polymorphen Arbeitern alle Formen bis auf eine einzige aus, so resultiert der typische monomorphe Arbeiter. Bleiben dagegen von dem Reduktionsprozeß zwei verschiedene Formen verschont, die nun durch eine weite Lücke voneinander getrennt sind, so entsteht ein kompletter persistenter Dimorphismus, der durch das Auftreten der sogen. „Soldatenkaste" charakterisiert ist.

Wo ein dauernder kompletter Arbeiterdimorphismus vorhanden ist, wird die größere Form gewöhnlich als „Soldat" (♃) bezeichnet. Die meisten Soldaten zeichnen sich aber nicht allein durch die größere Gestalt, sondern auch noch durch andere recht charakteristische Merkmale vor den normalen ☿ aus, am häufigsten durch einen Riesenkopf (Pheidole), oder durch besonders starke oder säbelförmig gestaltete Mandibeln (Myrmecocystus), oder auch durch eine ganz besondere Form des Kopfes (Colobopsis) usw. Es läßt sich keine einheitliche Definition der Soldatenform geben, da letztere auch nicht überall an die gleiche Funktion angepaßt ist, sondern bei den verschiedenen Arten ganz verschiedenen Zwecken zu dienen hat. Die Bezeichnung „Soldat" ist daher nicht immer gerade sehr glücklich; denn oft ist die Tätigkeit und das Benehmen dieser Formen sehr wenig soldatisch.

Eine Soldatenkaste ist hauptsächlich in folgenden Gattungen ausgebildet: bei Pheidole, Myrmecocystus (bombycinus), Colobopsis, ferner bei Dimorphomyrmex, Acanthomyrmex, bei vielen Cryptocerus- und einigen Eciton-Arten, bei Crematogaster biformis usw.

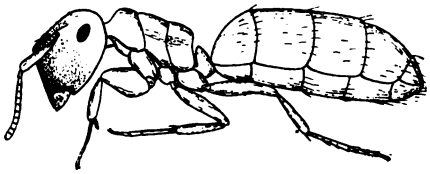
3. Makroergaten. Manchmal kommt bei solchen Ameisen, bei denen der ♀ für gewöhnlich monomorph ist, ein anormaler Dimorphismus vor. Wasmann fand nämlich bei Myrmica scabrinodis und ruginodis mehrmals neben den normalen Arbeitern noch andere, welche sich vor diesen durch ungewöhnliche Größe, speziell des Kopfes, auszeichneten. Da diese Formen zweifellos anormalen Wachstumsverhältnissen ihre Entstehung verdanken, und also keinen speziellen Funktionen angepaßt sind, so dürfen sie auch nicht in einem Atem mit den Soldaten (den Anpassungsformen par excellence) genannt werden. Wasmann legte ihnen die Bezeichnung „Makroergaten" bei.

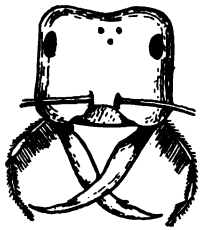
4. Gynäkoide Arbeiter. Diese unterscheiden sich von dem normalen ♀ nur durch den etwas größeren Hinterleib. Sie werden aus einer normalen Arbeiterin

Fig. 24 A.

Fig. 24 B.

Fig. 24 C.





Verschiedene „Soldaten". A Pheidole pallidula Nyl., links ♀, rechts Soldat (mit mächtigem Kopf); B Kopf des Soldaten von Myrmecocystus bombycinus (mit linearen Mandibeln); C Colobopsis abditus (mit abgestutzter rauhskulptierter Vorderfläche des Kopfes). Nach André und Wheeler.

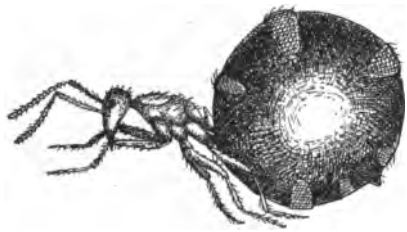
(Imago) durch besondere Pflege herangebildet als Ersatzkönigin, wenn die alte Königin abhanden gekommen ist. Wasmann beobachtete solche gynäkoide ♀♀ mehrfach bei Polyergus- und verschiedenen Formica-Arten.

Der durch das Erscheinen gynäkoider ♀♀ entstandene Dimorphismus ist kein dauernder; denn die Gynäkoiden können wieder zur normalen Arbeiterform zurückkehren, sobald der Kolonie eine neue Königin zugesetzt wird. Dadurch unterscheiden sich die Gynäkoiden wesentlich von den oben besprochenen ergatoiden Weibchen, welche ja, da sie auf einer verschiedenen ontogenetischen Entwickelung beruhen, dauernde Formen darstellen.

5. Honigträger. Auch hier handelt es sich um einen temporären Dimorphismus. Denn die „Honigträger" sind keineswegs etwa von Anfang

an als besondere Form von den typischen ♀ getrennt, sondern sie werden erst nachträglich (als Imagines) verschieden, und zwar lediglich dadurch, daß ihr Kropf mit großen Mengen Honig angefüllt wird. Dadurch wird der Hinterleib enorm aufgetrieben, so daß die Segmentplatten, die sich sonst berühren, nun weit voneinander abstehen, und die gelbe Farbe des Honigs durch die dünnen Intersegmentalhäute durchschimmert. Die übrigen Körperteile, Brust und Kopf, entsprechen natürlich vollkommen der normalen Form. Wir werden unten noch auf diese merkwürdigen Geschöpfe zu sprechen kommen. Sie sind bei mehreren Arten angetroffen worden: so bei Camponotus inflatus, Myrmecocystus melliger u. a.

Fig. 25.



Honigträger von Myrmecocystus melliger v. hortus deorum McCook. Nach McCook.

6. Parasitärer Dimorphismus, mermitophore Arbeiter. Eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit den Honigträgern besitzt eine andere Kategorie von Arbeitern, welche sich ebenfalls durch den großen prallgedehnten Hinterleib von den typischen Arbeitern unterscheiden, und die wir als mermitophore Arbeiter bezeichnen wollen. Diese Individuen zeichnen sich aber auch noch durch andere charakteristische Merkmale aus, vor allem durch den viel kleineren, hinten schmäleren Kopf, ferner durch den schmäleren Thorax, und mitunter sogar noch durch das Vorhandensein von Ozellen. Dieser Umstand zeigt uns deutlich, daß es sich hier — im Gegensatz zu den Honigträgern — um eine persistente dimorphe Form handelt, welche auf einer verschiedenen Ontogenese beruht.

Fig. 26 A.

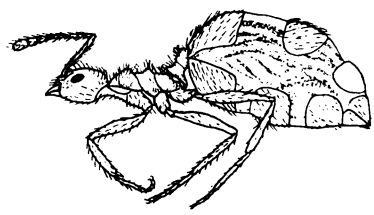
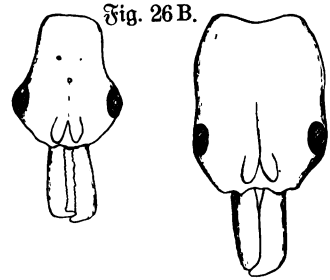


Fig. 26 B.



A Mermitophorer Arbeiter von Pheidole commutata Mayr. Nach Wheeler. B Kopfform eines mermishaltigen (links) und eines normalen (rechts) Arbeiters von Odontomachus haematodes. Nach Emery.

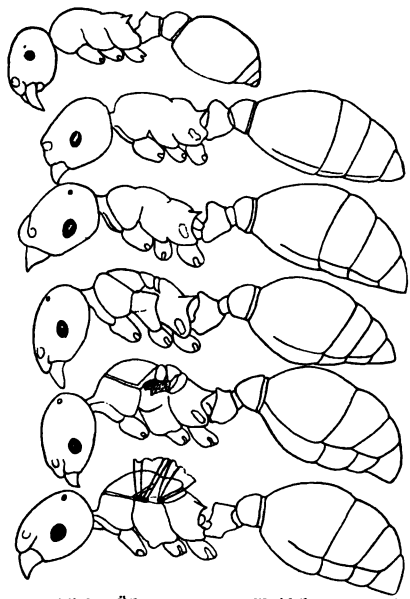
Die mermitophoren Individuen sind, wie Wheeler gezeigt hat, pathologische Erscheinungen, hervorgerufen durch die Infektion mit parasitischen Würmern der Gattung Mermis. Auf der beigegebenen Figur kann man ja auch ganz deutlich den vielfach gewundenen Wurm durch das Abdomen durchschimmern sehen. Da aber nicht nur das Abdomen ausgedehnt, sondern auch Kopf und Thorax der infizierten Individuen verändert ist, so muß die Infektion schon im Larvenstadium stattgefunden, und so die ontogenetische Entwickelung von ihrer normalen Bahn abgebracht haben.

Ich würde diese pathologische Form hier nicht besprochen haben, wenn es sich nur um einen ganz vereinzelten Fall gehandelt hätte; da aber schon eine ganze Reihe übereinstimmender Fälle dieses parasitären Dimorphismus bekannt geworden sind, so glaubte ich diese Formen bei Besprechung des Polymorphismus nicht übergehen zu dürfen. Bis jetzt sind bei folgenden Arten mermitophore ☿☿ beschrieben; Pheidole commutata (durch Wheeler), Odontomachus haematoda und chelifer, Pachycondyla fuscoatra, Neoponera villosa, Paraponera clavata und Pheidole absurda (durch Emery).

Ergatogyne Zwischenformen.

Wir haben oben in den ergatoiden ♀♀, in den Pseudogynen und in den gynäkoiden ☿☿ schon einige Formen kennen gelernt, welche man als ergatogyne Formen (♀☿) bezeichnen kann, insofern, als bei ihnen Weibchen- und Arbeitercharaktere gemischt vorkommen. Doch konnten wir dort bestimmte Typen unterscheiden und dieselben auch, sofern sie nicht pathologische Erscheinungen darstellten, als spezielle Anpassungsformen erkennen. Anders dagegen verhält es sich mit den ergatogynen Zwischenformen im eigentlichen Sinne. Diese sind in allen Charakteren sehr variabel und stellen mehr oder weniger vollkommene Übergänge vom ♀ zum ☿ dar. Sie sind keine speziellen Anpassungsformen, sondern gleichbedeutend mit den phylogenetischen Zwischenstufen zwischen ♀ und ☿; d. h. die Differenzierung in ♀ und ☿ ist noch nicht vollkommen durchgeführt, der Dimorphismus ♀ bis ☿ noch kein kompletter. Es bedarf dazu erst des Aussterbens der Übergangsformen.

Fig. 27.



Allmählicher Übergang vom Weibchen (unterste Figur) zum kleinen Arbeiter (oberste Figur) bei Leptothorax emersoni Wheeler. Nach Miß Holliday.

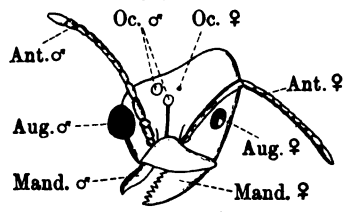
Ergatogyne Zwischenformen sind nicht selten, besonders bei solchen Arten, bei welchen der Unterschied zwischen ♀ und ☿ an und für sich nur gering ist, wie z. B. bei den Ponerinen oder in der Gattung Leptothorax usw. Wasmann hat in einer Kolonie von Leptothorax acervorum „manche Individuen angetroffen, welche einen völligen Übergang zwischen ♀ und ☿ zugleich in der Größe, Färbung und Bildung der Brust bildeten, ebenso einige Male bei Formicoxenus nitidulus". Und Miß Holliday beschreibt von Leptothorax emersoni nicht weniger als 11 verschiedene weibliche Formen, welche von der normalen geflügelten Königin bis zum normalen ungeflügelten Arbeiter eine ununterbrochene Reihe von

Übergängen bilden, und zwar nicht nur in bezug auf die Körpergröße und die Konfiguration des Thorax, sondern auch in bezug auf die Ozellen, deren Zahl von 3 zunächst auf 2 und dann auf 1 herabsinkt, um bei der letzten Form ganz zu verschwinden. Es ist hier tatsächlich schwer zu sagen, wo das Weibchen aufhört und der ♀ anfängt, zumal auch die Geschlechtsorgane uns keinen Anhaltspunkt geben, indem sie bei allen 11 Formen mehr oder weniger gut ausgebildet und auch im Besitz eines deutlichen Receptaculum seminis sind.

Hermaphroditen.

Unter Hermaphroditen verstehen wir bekanntlich die anormale (pathologische) Vereinigung männlicher und weiblicher Charaktere in einem Individuum. Bei den Ameisen sind solche Zwitterformen eine relativ häufige Erscheinung. Bezüglich der Verteilung der männlichen und weiblichen Charaktere herrscht die größte Mannigfaltigkeit, und man kann wohl sagen, daß von den 23 Ameisenzwittern, die bis jetzt beschrieben sind, kaum zwei nach dem gleichen Schema gebaut sind. Bei den Ameisen sind ja überhaupt viel mehr Kombinationen möglich als bei den meisten übrigen Tieren, weil der Hermaphroditismus nicht nur zwischen ♂ und ♀, sondern auch zwischen ♂ und ♀ bestehen kann. Auch die Analyse der Hermaphroditen ist bei den Ameisen besonders leicht, da ja sowohl die beiden Geschlechter, als auch ♂ und ♀ sich wesentlich voneinander unterscheiden, und man kann daher die einzelnen Bestandteile der Mischung meistens sicher erkennen.

Fig. 28.



Kopf eines Hermaphroditen von Azteca instabilis Sm. Nach Forel. Rechts weibliche, links männliche Charaktere.

Im allgemeinen unterscheidet man bei den Insekten folgende vier Zwitterkategorien:

1. Laterale Hermaphroditen (rechts männlich, links weiblich oder umgekehrt).

2. Transversale Hermaphroditen (dorsal weiblich, ventral männlich oder umgekehrt).

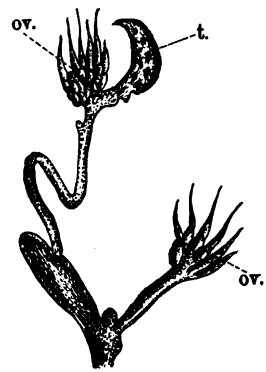
3. Frontale Hermaphroditen (vorn weiblich, hinten männlich oder umgekehrt). Und endlich

4. Gemischte Hermaphroditen (unregelmäßige Verteilung der zwei Geschlechter).

Bei den Ameisen handelt es sich meistens um gemischte Hermaphroditen, während die drei ersten Zwittertypen in ganz reiner Form wohl überhaupt noch nicht konstatiert sind. Gewöhnlich beschränkt sich der laterale oder frontale usw. Hermaphroditismus nur auf eine bestimmte Körperregion; so ist z. B. bei dem berühmten Forelschen Polyergus-Zwitter nur der Kopf deutlich lateral hermaphroditisch, während der Thorax größtenteils weiblich und das Abdomen rein männlich ist (also eine Verbindung von lateralem und frontalem Hermaphroditismus). Ganz ähnlich verhält sich der interessante Azteca-

Zwitter Forels (s. Fig. 28). Auch bei den übrigen von Wheeler, Roger, Tischbein, Adlerz, McCook, Wasmann u. a. beschriebenen sogenannten lateralen Hermaphroditen finden sich mehr oder weniger solche unregelmäßige Mischungen. Manchmal sind es nur ganz kleine Körperbezirke, die dem einen Geschlecht angehören; Forel hat sogar einen „gekreuzten Hermaphroditen" gesehen, bei welchem in zwei einander folgenden Segmenten je die umgekehrte Hälfte männlich war.

Fig. 29.



Hermaphroditische Geschlechtsorgane von Polyergus rufescens. *ov.* Ovarium, *t.* Hoden. Nach Forel.

Bezüglich der Geschlechtsorgane der Zwitter wissen wir noch sehr wenig. Die einzigen Angaben darüber verdanken wir Forel, der einen Zwitter von Formica truncicola und dann den oben genannten Polyergus daraufhin untersuchte. Im ersten Falle fand sich ein vollkommen symmetrisches Geschlechtsorgan mit zwei wohlausgebildeten Hoden, und unter diesem ein wenigstens annähernd normales Ovarium; im zweiten Falle dagegen waren beiderlei Geschlechtsdrüsen zu einem einzigen Organ verbunden, und zwar in der Weise, daß sich rechts ein normales Arbeiterovarium, links dagegen sowohl Eiröhren als auch ein kleiner Hoden nebst Anhangsdrüsen befanden (Fig. 29).

Übrigens scheint der Hermaphroditismus der äußeren Form nicht immer an hermaphroditische Geschlechtsorgane gebunden zu sein, wenigstens schienen die Geschlechtsorgane des oben genannten Azteca-Zwitters vollständig männlich zu sein; doch ist, wie Forel selbst zugibt, die betreffende Untersuchung nicht ganz einwandfrei geglückt.

3. Funktionen der verschiedenen Formen; Arbeitsteilung.

Der Ameisenpolymorphismus ist ein funktioneller, d. h. die einzelnen Formen sind, soweit nicht pathologisch, bestimmten Funktionen angepaßt. Der Polymorphismus geht also Hand in Hand mit der Arbeitsteilung; jedoch darf dabei nicht übersehen werden, daß es im Ameisenstaat auch eine auf psychischer Grundlage beruhende Arbeitsteilung gibt, die ganz unabhängig vom Polymorphismus besteht.

Die Funktion der beiden Geschlechtstiere ist klar; sie besteht in der Fortpflanzung. Die beiden Geschlechter sind aber sehr ungleich dabei beteiligt: dem ♂ liegt lediglich die Befruchtung ob; ist diese ausgeführt, so hat es seinen Lebenszweck erfüllt; es kümmert sich nicht weiter um die Nachkommen. Dem ♀ dagegen fällt zuerst die schwierige Aufgabe zu, ihre Jungen aufzuziehen und eine Kolonie zu gründen; später allerdings, wenn dies geschehen ist und ihr in den Kindern fleißige Gehülfinnen erwachsen sind, wird es in ihrer Arbeit einseitig und verlegt sich lediglich auf die Produktion von Eiern. — Damit sind aber dem ♀ nicht etwa alle früheren Instinkte, die es bei der Koloniegründung betätigte, direkt verloren gegangen, sondern dieselben bleiben in ihm stets latent erhalten. So sehen wir denn auch im ausge-

bildeten Ameisenstaat unter gewissen Umständen die Weibchen wieder an den verschiedensten Arbeiten sich beteiligen. Es tritt dies besonders dann ein, wenn der Kolonie Gefahr droht; die ♀♀ legen dann selbst Hand an das Rettungswerk, schleppen Larven und Puppen fort, bauen zerstörte Wälle wieder auf usw. Die Arbeitsteilung zwischen ♀ und ☿ ist also bei den Ameisen bei weitem nicht so streng durchgeführt wie bei den Bienen, deren Königin zu einer reinen Eierlegmaschine herabgesunken ist.

Ungleich mannigfaltigere und vielseitigere Funktionen haben die Arbeiter zu erfüllen, denn auf ihnen ruht das ganze Wohl und Wehe des Staates; sie haben einfach für alles zu sorgen: für Nahrung, Wohnung, Schutz, Aufzucht der Jungen usw.; sogar am Eierlegen beteiligen sie sich, wenn auch nicht als Regel.

In welcher Weise nun das zahlreiche Heer der Arbeiter in die vielen Pflichten sich teilt, darüber wissen wir im allgemeinen noch recht wenig. Wo ein unvollständiger Arbeiterpolymorphismus vorliegt, da dürfen wir wohl als Regel annehmen, daß die großen und mittleren Individuen die Verteidigung, die Herbeischaffung von Nahrung, Baumaterial usw. übernehmen, während die kleinen die häuslichen Arbeiten besorgen. Bei den pilzzüchtenden Atta-Arten Brasiliens dienen die mittelgroßen Individuen außerdem als „Blattschneider", welche die Blattstücke aus den Blättern ausschneiden, die ganz großen Riesen als „Blattzermalmer" und Verteidiger, während die Zwerge sich stets bei den Pilzgärten aufhalten, um die Schimmelbildung durch fortwährendes Abbeißen der Mycelfäden zu unterdrücken (s. Kapitel V).

Wo ein kompletter Dimorphismus vorliegt, da ist die eine Form (der Soldat) meist einer oder nur ganz wenigen speziellen Funktionen angepaßt, während die andere Form (der normale ☿) alle übrigen Arbeiten zu erfüllen hat. Die Funktion des Soldaten ist noch keineswegs überall bekannt; das eine steht aber fest, daß sie bei den einzelnen Arten eine ganz verschiedene sein kann. Die Soldaten der Pheidole-Arten mögen wirklich als „Soldaten" funktionieren, d. h. speziell der Verteidignng und dem Schutze des Volkes dienen; außerdem aber können sie wohl auch die Zerkleinerung großer Beutestücke übernehmen, wie Heer bei der Hausameise Madeiras, der Pheidole pusilla, beobachtet hat. Für die Soldaten der Myrmecocystus bombycinus aber trifft beides nicht zu; denn einmal sind schon die langen linearen Mandibeln (wegen der Länge des äußeren Hebelarmes) gar nicht zum kräftigen Zubeißen geeignet, und zweitens habe ich durch Beobachtung im künstlichen Nest festgestellt, daß sie sich nicht im geringsten um die Verteidigung kümmern, sondern dieselbe voll und ganz den ☿☿ überlassen. Wahrscheinlich kommt den Myrmecocystus-Soldaten eine Art „Ammenfunktion" zu, d. h. die Brut und vor allem die großen Kokons im Nest herumzuschleppen und bei Störungen in Sicherheit zu bringen. Zu diesem Geschäft sind ihre Kiefer ausgezeichnet geeignet und ich sah auch im künstlichen wie im freien Neste (in Biskra) die Soldaten meistens mit einem Kokon beladen herumlaufen.

Die Funktion der Eciton-Soldaten ist vielleicht eine ähnliche, dem Bau ihrer Kiefer nach zu schließen. Auffallend dabei bleibt allerdings, daß sie

gewöhnlich zu beiden Seiten der Wanderzüge marschieren, was den Anschein erwecken könnte, als ob sie zum Schutz oder zum Führen da seien. Doch stellen die Beobachter letztere Funktionen sehr in Frage.

Eine ganz eigenartige Stellung nehmen die Colobopsis-Soldaten ein. Ihnen fällt nämlich die Aufgabe zu, die Nestöffnung mit ihrem Kopf zu verschließen. Letzterer ist dieser Funktion brillant angepaßt, indem er vorn gerade abgestutzt und auf dieser breiten gerade abfallenden Fläche rauh skulptiert ist (vgl. Fig. 24 C), so daß er von der umgebenden Rinde (die Colobopsis leben im Holz) kaum absticht. Der dadurch erzielte Verschluß ist so täuschend, daß man die Eingänge zum Nest nur schwer entdecken kann. Der Soldat bleibt die meiste Zeit in der Stellung, welche die Fig. 35 zeigt. Nur wenn eine Arbeiterin eintreten will, geht er ein wenig zurück und läßt diese herein, um aber sofort wieder auf seinen alten Platz zurückzukehren und die Tür zu schließen. Da der verschließende Soldat infolge der Lage des Kopfes die Ankömmlinge nicht sehen kann und auch seine Fühler, die seitlich angepreßt sind, nicht bewegen kann, glaubte Wheeler ein besonderes spezifisches Tastgefühl auf der rauhen Stirne annehmen zu müssen, welches den Soldaten von der Anwesenheit einer ♀ verständigt. Forel hält diese Annahme aber für überflüssig, da die Fühler wenigstens mit ihren äußeren Enden über die Oberfläche hervorragen, was zu einer Verständigung vollkommen genügend ist.

* * *

Wie schon gesagt, gibt es auch eine unabhängig vom Polymorphismus bestehende Arbeitsteilung, insofern als verschiedene Funktionen nur von ganz bestimmten Individuen (wenigstens eine Zeitlang) ausgeführt werden. So beobachtete Lubbock, daß in einem seiner Formica fusca-Nester stets nur ein oder wenige Arbeiter zum Futterholen auszogen, und zwar waren dies immer die gleichen Individuen, wie sich durch Zeichnen mit Farbe leicht feststellen ließ. Die Beobachtungen wurden über mehrere Monate fortgesetzt, so daß es sich also nicht um einen Zufall handeln konnte. Es geht vielmehr mit Gewißheit daraus hervor, daß in dem betreffenden Neste eine auf „gegenseitigem Übereinkommen" beruhende Spezialisierung unter den morphologisch gleichwertigen Individuen stattgefunden hat. Es ist sicherlich nicht unberechtigt anzunehmen, daß die Spezialisierung sich nicht nur auf das Futterholen beschränkt, sondern auch auf andere Funktionen sich bezieht. So hat ja auch in der Tat Viehmeyer in einem Formica sanguinea-Neste Spezialisten für die Volksverteidigung (Soldaten ohne Abzeichen) angetroffen, indem hier abwechselnd immer dieselben Individuen Wache hielten. Auch das Fouragieren wurde in diesem Neste nur von wenigen ganz bestimmten Individuen besorgt. — Die Frage ist bis jetzt noch wenig verfolgt; sie verdiente aber ohne Zweifel eingehend studiert zu werden.

Auch das Alter hat einen gewissen Einfluß auf die Tätigkeit, wenigstens wo es sich um ganz junge eben ausgeschlüpfte Tiere handelt. Diese bleiben nämlich die erste Zeit im Neste und beschäftigen sich nur mit häuslichen Arbeiten, bis sie erfahrener und stark genug geworden sind, den schwierigeren und gefährlicheren Geschäften außer Hause nachzugehen. — Die jungen Bienen verhalten sich bekanntlich genau ebenso.

4. Entstehung des Polymorphismus.

Die Frage der Entstehung des Polymorphismus ist von zwei Gesichtspunkten aus zu betrachten: vom biologisch-phylogenetischen und physiologisch-ontogenetischen.

a) Phylogenie. — Wenn wir uns über die phylogenetische Entwickelung der Polymorphismus-Formen eine Vorstellung machen wollen, so müssen wir zunächst die Frage überlegen, ob die nicht sozialen Ahnen der Ameisen im weiblichen Geschlecht ungeflügelt oder geflügelt waren. Emery glaubt das erstere annehmen zu müssen, und zwar aus dem Grunde, weil die Mutilliden, von welchen er die Ameisen ableitet, im weiblichen Geschlecht ungeflügelt sind und weil ferner auch bei den niedersten Ameisen, den Ponerinen, ungeflügelte Weibchen viel häufiger auftreten als bei den höheren Ameisen. Ist Emerys Ansicht richtig, so steht der ungeflügelte ♀ der primitiven Form näher als die Königin und muß infolgedessen auch letztere als die abgeleitete Form betrachtet werden, die sich sekundär Flügel erworben hat. Da nun aber die ungeflügelte Form ihrerseits stets aus einer geflügelten Form hervorgegangen ist, so hätten wir hier den Fall, daß ein Organ, welches während der Stammesentwickelung vollständig verloren gegangen, zum zweitenmal wieder in derselben Form erworben worden ist.

Eine solche Wiedererwerbung ist aber meines Wissens noch nirgends im Tierreich konstatiert worden und ist auch aus theoretischen Gründen höchst unwahrscheinlich, so daß wir schon deshalb Emerys Ansicht stark bezweifeln müssen. Aber auch noch andere Gründe sprechen dagegen: so sind auch bei den Ponerinen die meisten ♀♀ geflügelt und selbst bei den Cerapachyinae, welche die primitivsten Ameisen darstellen und der hypothetischen Ameisenurform jedenfalls am nächsten stehen, gibt es sowohl geflügelte als ungeflügelte ♀♀. Sodann gibt es doch auch, gerade wieder bei den Ponerinen ungeflügelte ♂♂, obwohl doch die ♂♂ der Mutilliden geflügelt sind. Hier soll also das Ungeflügeltsein eine Rückbildung sein, bei den ♀♀ dagegen den primitiven Zustand bedeuten. Es ist doch konsequenter, in beiden Fällen eine Rückbildung der Flügel anzunehmen, verursacht durch gewisse Lebensgewohnheiten (Aufgabe des Hochzeitfluges) der Ponerinen.

Wir halten daher (mit Forel, Wheeler u. a.) Emerys Anschauung für verfehlt und stehen auf dem Standpunkte, daß das Geflügeltsein der beiden Geschlechtstiere der Ameisen dem primitiven Zustande entspricht. Wir müssen also alle ungeflügelten Formen von den geflügelten ableiten. Auf welchem Wege die Flügellosigkeit zustande gekommen, ob plötzlich oder allmählich, d. h. so, daß die Flügel immer kürzer und kleiner wurden bis zum völligen Schwund, darüber haben wir keine Anhaltspunkte. Wir kennen zwar gewisse Individuen mit kürzeren Flügeln (brachyptere ♀ von Formica sanguinea und rufibarbis und ferner ist auch ein Pheidole-Soldat mit Flügelstummeln beschrieben worden), doch handelt es sich hier um ganz vereinzelte anormale Erscheinungen.

Die weitere Spezialisierung der Arbeiterkaste kann wohl nur auf ganz allmählichem Wege erfolgt sein. Nehmen wir z. B. solche kolossale Größenunterschiede, wie sie zwischen dem ♀ und ☿ von Carebara bestehen, so würden diese, falls sie plötzlich (durch Mutation) entstanden wären, unfehlbar den Untergang der Art herbeigeführt haben. Denn die winzige Gestalt der ☿☿ bedingt natürlich ein ganz anderes Benehmen gegen die riesige Königin, eine ganz andere Fütterungsweise, eine andere Baumanier usw. — Dasselbe trifft für die auffallenden Soldaten von Colobopsis zu; würden in einer Colobopsis-Kolonie ganz unvermittelt solche Formen entstanden sein, so würden dieselben mit ihrem großen eckigen Kopf nichts anzufangen wissen, wenn anders ihnen nicht mit der sonderbaren Kopfform zugleich auch der Instinkt, dieselbe als Tür zu benutzen, mitgegeben worden wäre! Damit wären wir aber bei der „prästabilierten Harmonie" angekommen.

Zudem gibt uns ja der unvollkommene Polymorphismus mit seiner großen Variabilität eine viel plausiblere Erklärung für die Entstehung dieser Differenzen. Bietet doch der unvollkommene polymorphe ☿ der Naturauslese überreiches Material dar, aus welchem einerseits ausgejätet und andererseits ausgewählt und weitergebildet werden kann.

Die Ausbildung großer Unterschiede zwischen ♀ und ☿ können wir uns etwa so vorstellen (nach Emery):

1. Stadium: Monomorpher ☿ in der Größe dem ♀ nur wenig nachstehend (trifft zu für die meisten Ponerinen, viele Myrmicinen, Dolichoderinen und Camponotinen).

2. Stadium: Arbeiter unvollkommen polymorph; große, dem ♀ nahestehende Formen, mittlere und kleine vorhanden (viele Myrmicinen, Dorylinen, Camponotinen usw.).

3. Stadium: Arbeiter dimorph (☿ und 4), durch Aussterben der Zwischenformen (Pheidole usw.).

4. Stadium: Durch Aussterben der großen Form (4) des dimorphen Arbeiters bleibt endlich nur die kleine Arbeiterform übrig. Der Arbeiter ist jetzt wieder monomorph, unterscheidet sich aber in der Größe sehr stark vom ♀ (Carebara, Solenopsis usw).

Es ist dies aber nicht der einzig mögliche Weg, auf welchem die großen Unterschiede zwischen ♀ und ☿ zustande kommen konnten, sondern es können auch die ♀♀ allmählich an Volumen zunehmen, während die ☿☿ ihre ursprüngliche Größe behalten. Dies dürfte für mehrere Gattungen zutreffen (wie für Lasius, Crematogaster usw.). Wir erkennen diesen Zustand an der Kleinheit der ♂♂, welche auf die entsprechende primitive Kleinheit der ♀♀ schließen läßt.

b) Ontogenie. — Das Problem der physiologischen Ursachen des Ameisenpolymorphismus wollen wir in zwei Fragen auflösen: 1. wie wird das Geschlecht bestimmt und 2. wie wird die Differenzierung des weiblichen Geschlechts in ♀ und ☿ und ferner die weitere Spezialisierung der Arbeiterkaste bewirkt.

Bezüglich der Frage nach der Geschlechtsbestimmung liegt es nahe, an die Verhältnisse bei den Bienen zu erinnern. Bei diesen steht es so gut

wie fest, daß aus unbefruchteten Eiern der Königin ♂♂ und aus den befruchteten ♀♀ und ☿☿ hervorgehen. Wenn auch in letzter Zeit dieser von Dzierzon aufgestellte und von Siebold und Leukart tiefer begründete Satz mehrfach bezweifelt wurde, so ist es bis jetzt doch keinem dieser Zweifler gelungen, denselben wirklich zu widerlegen. Zudem geben selbst die Gegner der Dzierzonschen Lehre zu, daß die von Ersatzköniginnen stammenden, also sicher unbefruchteten Eier, ausschließlich Drohnen ergeben.

Findet sich nun bei den Ameisen etwas Ähnliches? Diese Frage hat eine verschiedene Beantwortung gefunden. Forel, Lubbock, Wasmann und Viehmeyer haben dieselbe bejaht: sie stellten für eine ganze Reihe von Ameisen (Formica sanguinea, fusca, cinerea, Lasius niger, Polyergus rufescens) fest, daß aus den Eiern von ☿☿, die also wohl parthenogenetisch waren[1]), ausschließlich ♂♂ hervorgegangen sind. Auf der anderen Seite berichten aber verschiedene Autoren (Tanner, Reichenbach, Wheeler) von Fällen, in welchen Arbeitereier auch ♀♀ und ☿☿ lieferten. Besonders interessant in dieser Beziehung sind die Beobachtungen Reichenbachs: es wurden in ein künstliches Nest 11 Arbeiter von Lasius niger gesetzt, welche sich auf parthenogenetischem Wege derart vermehrten, daß schon nach $1^1/_2$ Jahren eine stattliche Kolonie von etwa 200 Mitgliedern erstand. Die Nachkommen waren aber nicht etwa lauter ♂♂, sondern zum großen Teil ☿☿, und nur zum kleineren Teil ♂♂; letztere erschienen außerdem nur zu einer ganz bestimmten Zeit, nämlich zur normalen Lasius-Schwärmzeit (also im Juli).

Worauf die abweichenden Resultate der obigen Autoren beruhen, läßt sich heute noch schwer sagen. Jedenfalls aber glaube ich nicht, daß sich die verschiedenen Arten der Ameisen bezüglich der Geschlechtsbestimmung verschieden verhalten, sondern bin vielmehr überzeugt, daß äußere Umstände (Zeit, Temperatur usw.) daran schuld sind. Zeigte uns doch Reichenbach, daß die ♂♂ nur zu einer bestimmten Zeit auftraten; werden nun die Beobachtungen gerade zu dieser Zeit angestellt, so fällt das Resultat natürlich anders aus als bei früheren oder späteren Beobachtungen.

Die Frage der Geschlechtsbestimmung ist also bei den Ameisen noch gänzlich unsicher und bedarf zu ihrer Lösung noch zahlreicher eingehender Untersuchungen. Bei den Bienen wissen wir doch wenigstens etwas davon, bei den Ameisen dagegen noch rein gar nichts.

Gehen wir nun zur zweiten Frage über: Wie wird die Differenzierung in ♀ und ☿ usw. bewirkt? — so stehen sich hier zwei Anschauungen gegenüber. Die eine nimmt an, daß die Differenzierung bereits im Ei vollkommen bestimmt sei, also auf rein blastogener Basis beruhe. Jede Form ist danach schon im Keim vollkommen festgelegt, so daß spätere Einflüsse während der Metamorphose an der Entwickelungsrichtung nichts mehr zu verändern vermögen. Es enthält danach auch jedes Ei nur die Anlage für eine einzige Form (♀ oder ☿ oder ♃). Diese Hypothese des „blastogenen Polymorphismus“ wird vor allem von Weismann, dann auch von Forel, Dewitz u. a. vertreten.

[1]) Der sichere Nachweis dafür ist allerdings noch nicht erbracht.

Die andere Ansicht, als deren Hauptanhänger ich Emery, O. Hertwig, Lubbock und Wasmann nenne, geht dahin, daß der Polymorphismus durch eine verschiedene Behandlung (Ernährung usw.) der Larven hervorgebracht wird („trophogener Polymorphismus"). Dies ist aber nicht etwa so aufzufassen, als ob die verschiedene Ernährungsweise die erste und einzige Ursache sei, sondern die primäre Ursache ist vielmehr ebenfalls im Keimplasma zu suchen, welches aber die Anlage von allen Formen, welche bei der betreffenden Ameise vorkommen, enthalten muß. Der verschiedenen Nahrung kommt lediglich die Rolle eines auslösenden Reizes zu, durch welchen eine der im Keimplasma enthaltenen Anlagen zur Entwickelung gebracht wird.

Als Hauptbeweis für die erste Anschauung („blastogener Polymorphismus") führt Weismann das Vorhandensein von Zwischenformen zwischen ♀ und ☿ (z. B. der ergatoiden ♀♀) an. „Wie sollen diese Formen in der Theorie der direkten Bewirkung Erklärung finden?!" „Wenn minderwertige Fütterung genügt, um das Ovarium zur Verkümmerung zu bringen und den Arbeitertypus hervorzurufen . . ., welche intermediäre Fütterungsmethode hat diese Zwischenformen hervorgerufen?" (S. 77.) Vor allem beruft sich aber Weismann auf eine Beobachtung Forels, welcher in einem Neste von Formica rufa auf dem Ütliberg eine große Menge von ergatogynen Zwischenformen des Pseudogynentypus antraf. Hier könnten wir sicherlich nicht von einem Versehen in der Larvenfütterung reden! Da nun zudem in demselben Neste im folgenden Jahre wieder eine Menge solcher Zwischenformen vorhanden waren, die frisch ausgeschlüpft waren, so ist wohl, meint Weismann, „keine andere Erklärung zulässig, als daß die ♀♀, welche in beiden Jahren diese Eier gelegt hatten, ihnen ein Keimplasma mitgegeben hatten, dessen Beschaffenheit die Ursache der sonderbaren Mischung ihres Körpers war".

Und doch hat uns E. Wasmann eine andere Erklärung gegeben, welche gerade für das Gegenteil der Weismannschen Ansicht, nämlich für die trophogene Entstehung des Polymorphismus spricht. Wasmann hat nämlich durch langjährige, konsequent durchgeführte Beobachtungen nachgewiesen, daß das Auftreten von Pseudogynen mit der Anwesenheit gewisser Ameisengäste (Lomechusa, Xenodusa, Atemeles) ursächlich zusammenhängt. Der Zusammenhang ist folgender: Die genannten Käfer leben mit verschiedenen Ameisenarten (Formica- und Myrmica-Arten) in Symphilie, d. h. sie werden von den Ameisen gastfreundlich aufgenommen, gefüttert usw. Aber nicht nur das, sie machen auch ihre ganze Entwickelung im Ameisenneste durch, wobei sogar die Ameisen die Pflege der Larven übernehmen. Letztere sind sehr gefräßig und begnügen sich nicht mit dem dargereichten Futter, sondern holen sich auch selbständig Nahrung, und zwar haben sie es vor allem auf die Eier und Larven ihrer Wirtsameisen abgesehen. Unter diesen räumen sie „in erschreckender Weise" auf, so daß innerhalb weniger Wochen ein großer Teil der ersten Arbeitergeneration (die Lomechusa-Entwickelung fällt zeitlich mit der Entwickelung derselben zusammen) vernichtet wird. „Dadurch entsteht ein sehr fühlbarer und plötzlicher Ausfall in der Entwickelung der Arbeitergeneration, und diesen Ausfall suchen die Ameisen dadurch zu ersetzen, daß sie alle noch disponiblen, ursprünglich zu Weibchen bestimmten

Larven der unmittelbar vorhergehenden Generation (welche regelmäßig zu den Geschlechtsindividuen erzogen zu werden pflegt) zu Arbeiterinnen umzüchten." Ein zweites Moment, das jedoch nur sekundär ist im Vergleich zu dem eben erwähnten, unterstützt noch die Neigung der Ameisen zur Umzüchtung der weiblichen Larven zu Arbeiterinnen, „nämlich das außerordentlich rasche Wachstum der Lomechusa-Larven". „Durch die Wahrnehmung desselben wird die Hauptpflege, die sonst den Weibchenlarven zugewandt wird, auf die Lomechusa-Larven übertragen, die den Arbeitern den Eindruck der allervorzüglichsten Pfleglinge machen, weshalb sie von der Erziehung jener abgelenkt werden." (Wasmann 1885, S. 632.)

Danach gehen also die Pseudogynen aus Larven hervor, die ursprünglich zu Weibchen bestimmt waren, später jedoch zu Arbeiterinnen umgezüchtet wurden. Stellt sich uns doch auch die Pseudogyne morphologisch als eine „krüppelhafte Verbindung der Brustbildung eines Weibchens mit der Hinterleibsentwickelung der Körpergröße einer Arbeiterin" dar.

Wasmann hat seine „parasitische Pseudogynen-Lomechusa-Hypothese" auf ein so großes Tatsachenmaterial begründet, daß sie den höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen dürfte. Dennoch fehlte aber der Kontrollversuch! Diesen hat nun in jüngster Zeit Viehmeyer geliefert: Derselbe setzte eine Königin, welche in einer Lomechusa-infizierten Kolonie lebte und hier vier Jahre lang Pseudogynen erzeugt hatte, in ein vollkommen gesundes Volk. Die Folge davon war, daß sie von nun an keine Pseudogynen mehr, sondern nur noch vollkommen normale ♀♀ und ☿☿ hervorbrachte. Damit ist der sichere Beweis erbracht, daß es sich bei der Entstehung der Pseudogynen nicht um pathologisch veränderte Keimanlagen handelt, sondern lediglich um eine Änderung der Brutpflege.

Wir haben hier also einen Fall vor uns, der zweifellos für die Hypothese des trophogenen Polymorphismus spricht, indem ja hier die Entwickelungsrichtung durch besondere Behandlung, sogar noch in einem ziemlich fortgeschrittenen Stadium abgeändert werden konnte.

Auch die „mermitophoren" Exemplare (siehe oben) lassen sich in diesem Sinne verwerten. Wir haben oben schon betont, daß die merkwürdige Form dieser Tiere nicht etwa bloß auf einer mechanischen Ausdehnung des Hinterleibes durch den Parasiten beruhen kann, da ja auch der Kopf der Mermitophoren wesentlich anders geformt und viel kleiner ist und mitunter auch durch das Auftreten von Stirnozellen sich vom normalen ☿-Kopf unterscheiden kann. Wir können diese Veränderungen nur dadurch erklären, daß die Mermis schon in die Larven der Ameisen eingedrungen sind und dadurch eine Störung der larvalen Ernährung bzw. des Stoffwechsels verursacht haben. Es liegt demnach hier ein ganz analoger Fall vor wie bei den Pseudogynen; nur wird bei den Mermitophoren die Ernährungsänderung direkt durch einen individuellen Parasiten bewirkt, während sie bei den Pseudogynen indirekt, d. h. durch die durch die Anwesenheit eines Sozialparasiten (Lomechusa usw.) veranlaßte Abänderung des Brutpflegeinstinktes verursacht wird.

Da bei den Mermitophoren genau wie bei den normalen ♀♀ ein großes Abdomen in Verbindung mit Mikrocephalie auftritt, so glaubt Emery (1904) diese Beziehungen zwischen Abdomen und Kopf auf ein allgemeines Wachstums-

gesetz zurückführen zu müssen, welches er als „das Gesetz des Gegensatzes zwischen Kopf und Hinterleib" bezeichnet. Wenn „bei der Metamorphose von zwei gleich großen Larven der Hinterleib der einen größer angelegt wird als bei den anderen, so muß der Kopf der ersteren kleiner werden, weil für denselben ein geringes Maß des larvalen Ernährungsmaterials übrig geblieben ist". „Bei den Mermis-haltigen Arbeitern wirkt der Parasit gerade wie ein außergewöhnlich groß gewachsenes Organ des Hinterleibes auf die Kopfgröße ein." Nach Emery sollen nun die vielen Polymorphismusformen in erster Linie derartigen Wachstumsgesetzen (verbunden mit „besonderen Korrelationsgesetzen") ihre Entstehung verdanken.

Durch solche rein mechanische Wachstumsgesetze aber lassen sich unmöglich allein alle die Anpassungsformen, welche der Ameisenpolymorphismus darbietet, wie z. B. die Colobopsis-Soldaten mit ihrer eigentümlichen Kopfform und Skulptur, erklären. Solche dürfen wir überhaupt niemals rein ontogenetisch auffassen, sondern können wir nur phylogenetisch verstehen.

Da wir aber doch unzweifelhaft äußere mechanische Einflüsse während der Ontogenese für die Bildung verschiedener Polymorphismusformen wirksam sahen, so müssen wir annehmen, daß diesen die Rolle auslösender Reize zufällt, durch welche die eine oder die andere der im Keimplasma enthaltenen phylogenetisch erworbenen Anlagen aktualisiert wird.

Daß wir unsere Anschauung des trophogenen Polymorphismus lediglich auf pathologische Fälle (Pseudogynen und Mermitophoren) gründen, kann wohl nicht als Einwand gegen die Richtigkeit unserer Vorstellung gebraucht werden. Ist doch die Erforschung der Pathologie oft der beste Weg zur Erkenntnis des normalen Geschehens!

Welcher Art die äußeren, die Entwickelungsrichtung bestimmenden Einflüsse sind, ob dieselben lediglich in der Quantität und Qualität der Nahrung bestehen, oder ob noch andere Faktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeitsgrad, Art der Bespeichelung usw., in Betracht kommen, darüber wissen wir noch nicht das geringste. Es scheint mir deshalb der Einwand Forels, daß bei den Ameisenlarven, welchen feste Nahrung (wie kleine tote Insekten und Stücke von solchen) vorgesetzt wird (s. Kap. III, 4b), eine genaue Dosierung der Nahrung ausgeschlossen sei, durchaus nicht zwingend gegen die Annahme des trophogenen Polymorphismus zu sprechen. Denn es können ja auch andere Momente als gerade die Qualität oder Quantität der Nahrung als auslösende Reize wirken.

Ist unsere Anschauung von der trophogenen Entstehung des Polymorphismus richtig, so liegt also die Bestimmung über die Zahl der verschiedenen Formen (♀, ♂ und ♃) in den Händen der Arbeiter, indem dieselben durch entsprechende Brutpflege entweder die ♀- oder ♂- oder ♃-Anlage zur Entwickelung bringen können. Damit würden die Ameisen in Übereinstimmung mit den anderen sozialen Insekten (Bienen, Termiten) stehen, bei welchen ja ebenfalls lediglich die Arbeiter die Erscheinungszeit und die Zahl der einzelnen Stände (direkt oder indirekt) bestimmen.

* * *

Aus dieser kurzen Übersicht, die ich hier über den Polymorphismus der Ameisen gegeben habe, geht zur Genüge hervor, daß dieses Thema reich an interessanten und wichtigen Problemen ist. Keines dieser Probleme ist noch wirklich gelöst, manche sind überhaupt noch gar nicht ernstlich in Angriff genommen. Es liegt hier noch ein überaus dankbares Feld für die künftige Forschung vor uns! Viele Fragen darunter reichen weit über das Gebiet der Ameisenkunde hinaus und sind sogar geeignet, unsere allgemeinsten biologischen Anschauungen wesentlich zu beeinflussen.

Literatur.

Adlerz, G., Myrmecologiska studier I. *Formicoxenus nitidulus Nyl.* Öfvers. K. Vetensk. Akad. Förhandl. 1884, No. 8, p. 43—64.

Buttel, H. v., Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (Apis mellifica), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. In: Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. 14, 1904.

Emery, Über dimorphe und flügellose Männchen bei Hymenopteren. In: Biol. Zentralbl. 5, 686, 1885.

Emery, Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. In: Ebenda 14, 53 bis 59, 1894.

Emery, Die Gattung Dorylus Fab. und die systematische Einteilung der Formiciden. In: Zool. Jahrb., Abteil. f. Systematik usw. 8, 685 bis 778, 1895 (3 Tafeln).

Emery, Studi sul polimorfismo e la metamorphosi nel genere *Dorylus*. In: Mem. R. Accad. Soc. Instit. Bologna, Ser. V, 9, 415—433, 1901 (2 Tafeln).

Emery, Der Geschlechtspolymorphismus der Treiberameisen und die flügellose Urform der Ameisenweibchen. In: Natur. Wochenschr. N. F. 1 (1903).

Emery, Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. In: Zool. Jahrb., Suppl. 7, 587 bis 609, 1904.

Escherich, K., Über die Biologie der Ameisen. In: Zool. Zentralbl. 10 (1903).

Escherich, K., Zur Biologie der nordafrikanischen Myrmecocystus-Arten. In: Allgem. Zeitschr. f. Entom. 7, 353 bis 359 und 390 bis 394, 1902

Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse 1874. Kap. I; ferner S. 139 bis 142, S. 383 und 386 bis 388 und anderen Stellen.

Forel, Aug., Hermaphrodite de l'Azteca instabilis. In: Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 28, 268—270, 1892, Taf. 16.

Forel, Aug., Die Nester der Ameisen. Zürich 1892.

Forel, Aug., Über den Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen. In: Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte 1894.

Forel, Aug., Faune myrmécologique des Noyers dans le Canton de Vaud. In: Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 4. Sèr. 39, 83—94, 1903.

Forel, Aug., Über Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. In: Zool. Jahrb., Suppl. 7, 571 bis 586, 1904.

Heer, O., Über die Hausameise Madeiras. In: Neujahrsstücke d. Züricher Naturforschergef. 1852.

Holliday, Margarete, A Study of some Ergatogynic ants. In: Zool. Jahrb., Syst.-Bd., 19, 293 bis 328, 1903.

Lubbock, Sir John, Ameisen, Bienen und Wespen 1883 (1. u. 2. Kapitel).

McCook, Henry C., The Honey-Ants. Philadelphia 1882.

Reichenbach, H., Über Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. In: Biol. Zentralbl. 22, 461 bis 465, 1902.

Roger, J., Ein Zwitter von *Tetrogmus caldarius*. In: Berl. ent. Ztg. 1, 15 bis 17, 1857.

Tanner, *Oecodoma cephalotes*. Second paper. In: Trinidad Field Naturalist' Club 1, 123—127, 1892.

Tischbein, Zwitter von Formica sanguinea. In: Stett. ent. Ztg. 12, 295 bis 297, 1851.

Viehmeyer, H., Experimente zu Wasmanns Pseudogynen-Lomechusa-Theorie und andere biologische Beobachtungen an Ameisen. In: Allgem. Zeitschr. f. Ent. 9, 334 bis 344, 1904.

Wasmann, E., Die verschiedenen Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterin bei Ameisen. In: Stett. ent. Ztg. 1890, S. 300 bis 309.

Wasmann, E., Einige neue Hermophroditen von Mynnica scabiinodis und M. laevinodis. In: Stett. ent. Ztg. 51, 298 bis 299, 1890.

Wasmann, E., Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. In: Biol. Zentralbl. 15, Nr. 16 u. 17, 1895.

Wasmann, E., Über ergatoide Weibchen und Pseudogynen bei Ameisen. In: Zool. Anzeig. 1897, S. 251 bis 253.

Wasmann, E., Neue Bestätigungen der Lomechusa-Pseudogynentheorie. In: Verhandl. d. deutsch. zool. Ges. 1902, S. 98 bis 108.

Weismann, Aug., Äußere Einflüsse als Entwickelungsreize. Jena 1894. Zusatz 15, S. 66 ff.

Wheeler, W. M., The female of *Eciton Sumichastri* Nort. etc. In: Americ. Natural. 34, 563—574, 1900.

Wheeler, W. M., A Study of some Texan Ponerinae. In: Biol. Bull. 2, 1—13, 1900.

Wheeler, W. M., The parasitic origin of Macroërgates among Ants. In: Amer. Natural. 35, 877—886, 1901.

Wheeler, W. M., Extraordinary Females in three Species of *Formica*, with Remarks on Mutation in the Formicidae. In: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 19, 639—651, 1903.

Wheeler, W. M., Some new Gynandromorphous Ants, with a Review of the previously recorded cases. In: Ebenda, S. 653 bis 683.

Wheeler, W. M., The American Ants of the Subgenus *Colobopsis*. In: Ebenda 20, 139 bis 158, 1904.

Wheeler, W. M., Some Notes on the Habits of *Cerapachys Augustae*. In: Psyche 1903, S. 205 bis 209.

Wheeler, W. M. und McClendon, J. F., Dimorphic Queens in on American Ant (*Lasius latipes* Walsh). In: Biol. Bull. 4, 149—163, 1903.

Wheeler, W. M., The origin of Female and Worker ant from the eggs of parthenogenetic Workers. In: Science, N. S. 18, 820—833, 1903.

Drittes Kapitel.

Fortpflanzung.

In diesem Kapitel sollen alle mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Erscheinungen, wie Befruchtung, Vermehrung der Kolonien (Koloniegründung), Vergrößerung (Anwachsen) der Kolonien, Metamorphose und Brutpflege, behandelt werden.

1. Befruchtung.

Bei allen Ameisen, deren Geschlechtstiere geflügelt sind, findet die Befruchtung in Verbindung mit einem sogen. „Hochzeitsflug" statt. Derselbe ist ein großes Ereignis im Leben der Ameisenvölker. Schon mehrere Tage vorher herrscht eine mächtige Aufregung im Nest, die sich von Tag zu Tag mit der Zunahme der auskriechenden Geschlechtstiere steigert. Man ist aufs höchste erstaunt über die Veränderung, welche während dieser Zeit in der ganzen Kolonie Platz greift. Nicht nur die jungen Geschlechtstiere, welche sich zum Ausfluge rüsten und auf der Oberfläche des Nestes mit zitternden Flügeln herumlaufen, bedingen die Veränderung des Bildes, sondern auch das Benehmen der Arbeiter, die doch an dem Hochzeitsflug gar nicht direkt beteiligt sind, ist ein total anderes geworden. Die Hausarbeit ruht zum großen Teil und auch das Fouragieren ist eingeschränkt; alle Einwohner sind gewissermaßen im Bann des kommenden Ereignisses. Die Erregung der sich zur Hochzeit anschickenden Geschlechter überträgt sich auch auf die Geschlechtslosen und durchzittert das ganze Volk in gleicher Weise. Unstet laufen die Arbeiter unter den Geschlechtstieren herum oder folgen ihnen auf die Grashalme und andere erhöhte Gegenstände, welche von letzteren mit Vorliebe erklettert werden; dabei betrillern sie die geflügelten fortwährend mit ihren Fühlern oder reichen ihnen Nahrung dar. Wie Schäferhunde eine Schafherde umkreisen, so laufen andere Arbeiter um die Masse der Geschlechtstiere, sie in der Umgebung des Nestes zusammenzuhalten; haben sich trotzdem einige von diesen etwas weiter entfernt, so folgen sie ihnen nach und bringen sie mit Gewalt wieder zurück.

Dieses tolle erregte Treiben kann tagelang währen, bis die Stunde des Aufbruchs gekommen. Letztere hängt wohl in erster Linie davon ab, ob alle Geschlechtstiere ausgekrochen und zum Fliegen fähig sind. Dann aber spielt auch die Tageszeit und die Temperatur eine mitbestimmende Rolle (s. unten).

Was die Art des Auffluges selbst betrifft, so erfolgt dieser nicht etwa auf einmal, wie auf ein gegebenes Zeichen, sondern meistens ziehen die Geflügelten nacheinander ab und es kann eine ganze Weile dauern, bis alle Hochzeiter sich entfernt haben. Wo Männchen und Weibchen zu gleicher Zeit vorhanden sind, da erheben sich gewöhnlich die Männchen zuerst und die Weibchen folgen nach[1]). Die einzelnen Individuen, die gewöhnlich von erhöhten Punkten der Nestumgebung aus in die Lüfte aufsteigen, entschwinden bald unseren Blicken, und erst nach einer Weile, wenn oben im azurnen Luftmeer die ganze Gesellschaft sich wieder zusammengefunden und sich auch noch mit verschiedenen fremden Hochzeitsflügen vereinigt haben, dann erinnern uns dunkle, Rauchwolken ähnelnde Säulen wieder daran, daß heute der große Tag ist, und daß hoch über unseren Häuptern Tausende und Abertausende kleiner Wesen Hochzeit feiern. Diese Schwärme können, wenn viele Ameisen einer Gegend zu gleicher Zeit aufsteigen, riesige Dimensionen annehmen und wie schwere Wolken die Luft verfinstern. In dem Liebestaumel, in welchem sich alles befindet, verschwinden Rassen- und Artenhaß; und die Töchter und Söhne der Familien, die unten in ewiger Fehde liegen, vereinigen sich oben, „im jungfräulichen unendlichem Raum, in der majestätischen Klarheit des offenen Himmels", um gemeinsam die höchsten Freuden des Lebens zu genießen. Die Luft dort oben ist erfüllt von Liebe — für feindliche Gefühle, für Haß, ist kein Raum mehr.

Abwechselnd heben und senken sich diese lebenden Säulen, welche von den Strahlen der Sonne beschienen tausendfältig glitzern, flimmern und zittern. Auffallenderweise heften sich die Schwärme mit Vorliebe an erhöhte Gegenstände, wie an Kirchtürme, an die Gipfel hoher Pappeln und an Bergspitzen; es genügen aber mitunter auch weniger hohe Gegenstände, so gelang es Huber, sich selbst zur Basis eines solchen Schwarmes zu machen, welcher ihm sogar eine Strecke weit folgte, als er langsam marschierte.

Noch während des „Schwärmens" in der Luft findet bei vielen Ameisen (z. B. Lasius) die Befruchtung statt. Die Männchen stürzen sich auf die Weibchen, und klammern sich an ihnen fest, ohne daß letztere dadurch am Fluge behindert werden. Nicht nur ein, sondern zwei oder drei Männchen trägt das Weibchen mitunter auf seinem Rücken, wie Forel bei Lasius flavus beobachtet hat. Die Plätze auf dem Weibchen können auch mehrfach gewechselt, d. h. von verschiedenen Männchen nacheinander eingenommen werden.

---

[1]) Nicht immer aber erscheinen die beiden Geschlechter gleichzeitig: v. Hagens, Mayer, Forel u. a. haben des öfteren in einem Neste nur ♂♂ oder nur ♀♀ (geflügelte) angetroffen. Auch ich fand in einem Neste von Camponotus pubescens in Sestri Levante anfangs April ♂♂ in großer Anzahl, aber kein einziges geflügeltes ♀. Endlich berichtet auch Wasmann (1903), daß man in den Formica sanguinea-Kolonien nur selten beide Geschlechter gleichzeitig entwickelt antrifft. „Gewöhnlich geht die Entwickelung der ♂♂ derjenigen der ♀♀ in ein und derselben Kolonie voraus, so daß die ersteren meist das Nest schon zum Paarungsfluge verlassen haben, wenn die ♀♀ fertig ausgefärbt sind." „Der Zweck dieser Erscheinung ist die Vermeidung der Inzucht zwischen Individuen derselben Kolonie." Manchmal überwiegt auch unter den Geschlechtsgenerationen die Produktion von ♂♂ oder von ♀♀, welche Erscheinung ebenfalls auf Vermeidung der Inzucht gerichtet ist.

Die Hauptbedingung dafür, daß die Befruchtung in dieser Weise in der Luft stattfinden kann, ist natürlich die, daß die Männchen leichter und kleiner sind als die Weibchen, so daß diese die ersteren überhaupt zu tragen vermögen. Wo dieses Verhältnis nicht zutrifft (wie z. B. bei den Myrmiciden), da fallen die in der Luft gebildeten Paare vereinigt zur Erde herab, und hier erst wird die Befruchtung ausgeführt, oder die beiden Geschlechter kommen auch einzeln wieder herunter und suchen sich erst auf festem Grunde zu vereinigen. Die Männchen verfolgen dabei die Weibchen in eiligem Laufe und suchen dieselben mit ihren Beinen festzuhalten. Die Kopulation selbst dauert nach Forel niemals länger als eine Minute; gewöhnlich läßt das Männchen schon nach wenigen Sekunden das Weibchen wieder los und entfernt sich von ihm, um womöglich einem zweiten Männchen Platz zu machen. Forel beobachtete (bei Myrmica), daß ein Weibchen in weniger als drei Minuten dreimal befruchtet wurde und erst ein viertes Männchen wurde abgewiesen. Nicht selten geben sich die beiden Geschlechter vor oder nach der Befruchtung gegenseitig zärtliche Fühlerschläge oder belecken auch einander (Forel).

Der Hochzeitsflug ist nicht immer mit einem richtigen „Schwarm", wie wir ihn oben geschildert, und unter dem wir eine große Masse geschlossen zusammenfliegender Individuen verstehen, verbunden. Bei Ameisen, welche nur ganz schwache Kolonien bilden, wie z. B. die Leptothorax-Arten, ist eine „Schwarmbildung" von vornherein ausgeschlossen. Abgesehen davon aber kommt es auch bei vielen anderen Ameisen, die sowohl numerisch als auch bezüglich des Flugvermögens sehr gut imstande wären, Schwärme zu bilden, dennoch nicht zu solchen. Es scheint dies z. B. bei den Camponotus- und Formica-Arten der Fall zu sein, da trotz deren Häufigkeit noch niemals richtige Schwärme von ihnen beobachtet wurden. Wahrscheinlich fliegen hier die Geschlechtstiere mehr vereinzelt auf und lassen sich bald auf den Gipfeln der Bäume nieder (Forel).

Mag nun ein Schwarm gebildet werden oder nicht, so findet doch jedenfalls bei den Ameisen, deren beide Geschlechter geflügelt sind, für gewöhnlich ein Hochzeitsflug statt, insofern als sowohl Männchen wie Weibchen mehr oder weniger gleichzeitig vom heimatlichen Nest ausfliegen, um entfernt von letzterem entweder in der Luft während des Schwärmens oder auf Baumgipfeln oder nach dem Flug auf der Erde die Hochzeit zu feiern [1]).

Anders aber bei solchen Ameisen, deren eines Geschlecht — sei es nun das Männchen oder das Weibchen — primär flügellos ist! Bei diesen kann natürlich von einem Hochzeitsflug in obigem Sinne nicht die Rede sein. Wir haben im vorigen Kapitel eine ganze Anzahl solcher Fälle kennen gelernt: bei

[1]) Eine Ausnahme davon scheint Atta sexdens zu machen. Wenigstens berichtet v. Ihering, daß er niemals Pärchen davon in Kopula sah und daß alle vom Nest auffliegenden ♀♀, soweit er sie untersuchte, bereits befruchtet waren. Danach müßte also bei dieser Ameise die Befruchtung schon unterirdisch in der alten Mutterkolonie stattgefunden haben.

Auch bei Formica rufa kommt eine Befruchtung im Nest vor; so fand ich kürzlich (Juli 1905) in Herrenwies (badischer Schwarzwald) tief im Nestinnern zwei in fester Kopula befindliche Pärchen.

einigen Ponera-Arten und bei Anergates ist das Männchen flügellos, bei Leptogenys, Dorylus, Eciton usw. entbehrt dagegen das Weibchen der Flügel. Wie und wo bei diesen Ameisen die Befruchtung stattfindet, darüber sind noch keine sicheren Beobachtungen gemacht worden. Wir sind daher auf Vermutung angewiesen.

Da, wo es sich um flügellose Weibchen und geflügelte Männchen handelt, sind folgende drei Möglichkeiten zu überlegen: entweder 1. die Männchen suchen fremde Nester auf, um die dort befindlichen jungfräulichen Weibchen zu befruchten, oder 2. letztere werden von dem im selben Neste geborenen Männchen (also ihren Brüdern) befruchtet, oder endlich 3. die jungfräulichen Weibchen verlassen per pedes ihr heimatliches Nest und werden nun während ihrer Wanderung von den herumfliegenden Männchen zufällig aufgefunden und hier befruchtet. Wheeler hält die letztere Annahme für die wahrscheinlichste.

In dem anderen Falle, wo das Weibchen geflügelt und das Männchen ungeflügelt ist, haben wir nur mit zwei Möglichkeiten zu rechnen, da die Annahme, daß die Weibchen die Männchen aufsuchen, um sich von diesen befruchten zu lassen, a priori in Wegfall kommen dürfte. Es handelt sich also nur darum, ob das Weibchen im heimatlichen Neste vor ihrem Wegflug von ihren eigenen Brüdern oder von fremden zugewanderten Männchen befruchtet wird. Bei Anergates ist die Geschwisterehe sicherlich die Regel; denn die Männchen dieser parasitischen Ameise sind so unbeholfene Wesen, daß sie sich nur schwer fortbewegen und weitere Wanderungen zu fremden jedenfalls nicht unternehmen können. Außerdem haben wir in den vielen Degenerationserscheinungen von Anergates einen schwerwiegenden Anhaltspunkt für eine fortgesetzt ausgeübte Inzucht. — Wie es sich aber mit den übrigen Ameisen mit ergatomorphen Männchen verhält, entzieht sich bis jetzt vollkommen unserer Beurteilung.

Daß beide Geschlechter gleichzeitig flügellos sind, ist noch bei keiner Ameise beobachtet. Das Geflügeltsein der Geschlechter spielt denn auch eine nicht geringe Rolle im Leben der Ameisen: die Geflügelten sorgen einmal für eine möglichst weite Verbreitung der Art und zweitens für Blutmischung. Am besten wird natürlich dieser Zweck da erreicht, wo beide Geschlechtstiere geflügelt sind, weit weniger dagegen da, wo ein Geschlecht der Flügel entbehrt. Welche Momente die Flügellosigkeit des einen Geschlechts bedingt haben, ist schwer zu sagen; diese Frage ist auch kaum generell, sondern von Fall zu Fall zu entscheiden.

Die Zeit des Ausfluges der Geschlechter ist nach den verschiedenen Arten sehr schwankend. In unseren Breiten findet derselbe von Frühjahr bis Herbst statt; die Hauptflugzeit fällt in den Hochsommer, doch sind einerseits schon im April und Mai, andererseits auch noch im September oder Oktober Hochzeitsflüge beobachtet worden. Aus der Liste, die Forel über die Paarungszeiten gibt, geht hervor, daß auch für ein und dieselbe Art der Hochzeitsflug zu verschiedenen Zeiten stattfinden kann und daß es überhaupt schwer fällt, bestimmte Regeln darüber aufzustellen. Bei einigen Arten scheint die Zeit mehr fixiert zu sein, wie z. B. bei den Lasius-Arten, die bei uns fast regel-

mäßig Mitte Juli bis Mitte August schwärmen [1]). Andere Arten dagegen sind bezüglich ihres Hochzeitsfluges ganz und gar nicht an eine bestimmte Epoche gebunden; so trifft man z. B. bei den Formica-Arten Männchen und geflügelte Weibchen beinahe zu jeder Zeit.

Auch betreffend der Tageszeit herrschen nach Forel große Unterschiede: z. B. Formica sanguinea zieht am frühen Morgen aus, Polyergus rufescens um die Mittagszeit, Lasius flavus nachmittags, und Lasius fuliginosus abends oder sogar auch nachts. Auch die Dorylinen-Männchen fliegen des Nachts aus, weshalb man sie am häufigsten an der Laterne fängt. Dasselbe stellte Wheeler für die Leptogenys-Männchen (Ponerine) fest.

Haben beim Hochzeitsfluge sämtliche neugeborenen Geschlechtstiere das Nest verlassen? Huber und später Forel haben beobachtet, daß dies keineswegs immer der Fall ist, sondern daß einige Weibchen von den Arbeitern am Ausfluge verhindert und in das Nest zurücktransportiert werden. Es sind dies solche, welche schon vor dem Ausflug auf der Oberfläche des Nestes befruchtet wurden. Sie haben an der Vermehrung des alten Volkes mitzuarbeiten und nehmen bald denselben Rang wie die Königin, ihre Mutter, ein.

Aber auch unbefruchtete Weibchen bleiben zuweilen im heimatlichen Neste zurück, denn man findet solche nach Forel nicht selten nach dem Hochzeitsfluge in den Nestern von Leptothorax, Formica exsecta, Myrmica laevinodis usw. Man erkennt diese jungfräulichen Wesen, auch wenn sie flügellos sind, leicht an ihrer Beweglichkeit, an dem schlanken Abdomen und an ihrem Verhältnis zu den Arbeitern, welches gewöhnlich dem gleichgestellter Genossen entspricht. Meistens aber besitzen sie noch ihre Flügel oder wenigstens Flügelreste, da die unbefruchteten Weibchen ihre Flügel nicht wie die Befruchteten entfernen (siehe unten), sondern allmählich durch die Arbeit verletzen und abstoßen. Übrigens benehmen sich nicht alle unbefruchtet gebliebenen Weibchen wie gewöhnliche Arbeiterinnen; so verhielten sich unbefruchtete Lasius-Weibchen, die v. Buttel im künstlichen Nest beobachtete, genau wie Königinnen und wurden auch von den Arbeitern als solche respektiert. — Forel macht darauf aufmerksam, daß man unbefruchtete Weibchen am häufigsten bei denjenigen Ameisen antrifft, deren beide Geschlechter mit Vorliebe getrennt erscheinen (siehe oben), und er hält es nicht für ausgeschlossen, daß die alten Jungfern doch noch unter die Haube kommen, indem sie später, wenn eine Männchengeneration erscheint, im Neste befruchtet werden. Meiner Ansicht nach dürfte dies aber nicht die Regel sein, da das getrennte Auftreten der Geschlechter im allgemeinen als eine Einrichtung zur Verhütung der Inzucht aufzufassen ist.

Zuweilen kann man auch Männchen nach dem Hochzeitsfluge noch im Neste antreffen (Forel, Janet). Sie werden nach Forel von den Arbeitern nicht angegriffen oder getötet, sondern meistens ebenso gut wie ihres-

[1]) Allerdings fand Janet bei Beauvais (Frankreich) noch am 23. Oktober ein Nest von Lasius flavus, welches von Geflügelten beiderlei Geschlechts wimmelte und vor dem Hochzeitsflug zu stehen schien. Doch hat es sich hierbei sicher um eine zweite Generation gehandelt.

gleichen behandelt. Allerdings scheint dies nach den neueren Beobachtungen Janets (1904) nicht immer der Fall zu sein und haben die zurückgebliebenen Männchen auch oft schwer zu leiden unter der Behandlung der Arbeiter. Vielleicht benehmen sich die verschiedenen Arten anders; wahrscheinlicher aber bestimmt der jeweilige Zustand der Kolonie in erster Linie das Verhalten der Arbeiter. Jedenfalls aber gehören die Behauptungen einiger Autoren, daß es regelmäßig zu einer Art „Drohnenschlacht" wie bei Bienen käme, in das Reich der Fabel.

* * *

Was ist das weitere Schicksal der am Hochzeitsfluge beteiligten Geschlechtstiere?

Die Männchen haben mit der Befruchtung ihren Lebenszweck erfüllt. Ihre psychischen und körperlichen Fähigkeiten sind auch derart, daß sie dem Staat in keiner Weise mehr nützen können. Sie sind ja so dumm, daß sie Freund und Feind nicht zu unterscheiden vermögen, sie entbehren ferner der Hauptwaffen, des Stachels und des Giftes, so daß sie auch zur Verteidigung, welche Funktion nach Analogie der Staaten höherer Tiere für die Männchen in erster Linie in Betracht käme, total unfähig sind. — Der Tod der Männchen tritt nicht, wie bei der Biene, unmittelbar nach dem Befruchtungsakt als dessen direkte Folge ein, sondern die Männchen können noch eine ganze Weile am Leben bleiben. Es ist jedoch nur noch ein Vegetieren; unfähig sich allein in der Welt zurecht zu finden und sich selbständig Nahrung zu verschaffen, sterben sie aus Entkräftung allmählich dahin, wenn anders sie nicht von einem Raubinsekt oder einem Vogel schon eher von ihrem Siechtum erlöst worden sind [1]).

Ganz anders aber die Weibchen! Bei ihnen beginnt nach der Befruchtung das Leben erst recht; große und ernste Aufgaben harren ihrer jetzt. Die Erhaltung und Verbreitung der Art liegt allein in ihren Händen. Niemals kehren sie nach der Befruchtung wieder in ihr heimatliches Nest zurück, wie Huber und Forel übereinstimmend nachgewiesen. Es ist schon a priori schwer einzusehen, wie die Weibchen, die im blinden Taumel das Nest verlassen haben und geradewegs in die Lüfte aufgestiegen sind, um erst in weiter Entfernung wieder auf die Erde zu kommen — wie diese ihr Heim wieder auffinden sollten, zumal wenn in dem Schwarm die Angehörigen vieler verschiedener Nester vereinigt waren. Die junge Bienenkönigin macht bekanntlich vor dem Hochzeitsflug mehrere vorbereitende Orientierungsflüge, um den Ort

[1]) Ein sehr auffallendes Verhalten der ♂♂ (nach dem Hochzeitsfluge?) beobachtete Savage bei der afrikanischen Anomma rubellus. Er sah nämlich einmal unter einem Zuge dieser Wanderameise eine Anzahl entflügelter ♂♂ marschieren. Er versuchte einige davon von der Kolonne zu entfernen, aber sie kehrten, wenn freigelassen, wieder dahin zurück. — Emery bemerkt dazu, daß die Flügel der Anomma-♂♂ (Dorylus) viel leichter abfallen als bei anderen Ameisenmännchen. „Welche Bedeutung dieser Eigenschaft sowie dem Verbleiben der entflügelten ♂♂ unter der Bevölkerung zukommt, ist ein sehr merkwürdiges Problem, zu dessen Lösung es fernerer Beobachtungen bedarf" (Emery 1895). — Ganz ähnliches wie Savage beobachtete W. Müller bei brasilianischen Ecitonen, indem auch in deren Zügen mehrfach entflügelte Männchen sich befanden.

mäßig Mitte Juli bis Mitte August schwärmen[1]). Andere Arten dagegen sind bezüglich ihres Hochzeitsfluges ganz und gar nicht an eine bestimmte Epoche gebunden; so trifft man z. B. bei den Formica-Arten Männchen und geflügelte Weibchen beinahe zu jeder Zeit.

Auch betreffend der Tageszeit herrschen nach Forel große Unterschiede: z. B. Formica sanguinea zieht am frühen Morgen aus, Polyergus rufescens um die Mittagszeit, Lasius flavus nachmittags, und Lasius fuliginosus abends oder sogar auch nachts. Auch die Dorylinen-Männchen fliegen des Nachts aus, weshalb man sie am häufigsten an der Laterne fängt. Dasselbe stellte Wheeler für die Leptogenys-Männchen (Ponerine) fest.

Haben beim Hochzeitsfluge sämtliche neugeborenen Geschlechtstiere das Nest verlassen? Huber und später Forel haben beobachtet, daß dies keineswegs immer der Fall ist, sondern daß einige Weibchen von den Arbeitern am Ausfluge verhindert und in das Nest zurücktransportiert werden. Es sind dies solche, welche schon vor dem Ausflug auf der Oberfläche des Nestes befruchtet wurden. Sie haben an der Vermehrung des alten Volkes mitzuarbeiten und nehmen bald denselben Rang wie die Königin, ihre Mutter, ein.

Aber auch unbefruchtete Weibchen bleiben zuweilen im heimatlichen Neste zurück, denn man findet solche nach Forel nicht selten nach dem Hochzeitsfluge in den Nestern von Leptothorax, Formica exsecta, Myrmica laevinodis usw. Man erkennt diese jungfräulichen Wesen, auch wenn sie flügellos sind, leicht an ihrer Beweglichkeit, an dem schlanken Abdomen und an ihrem Verhältnis zu den Arbeitern, welches gewöhnlich dem gleichgestellter Genossen entspricht. Meistens aber besitzen sie noch ihre Flügel oder wenigstens Flügelreste, da die unbefruchteten Weibchen ihre Flügel nicht wie die Befruchteten entfernen (siehe unten), sondern allmählich durch die Arbeit verletzen und abstoßen. Übrigens benehmen sich nicht alle unbefruchtet gebliebenen Weibchen wie gewöhnliche Arbeiterinnen; so verhielten sich unbefruchtete Lasius-Weibchen, die v. Buttel im künstlichen Nest beobachtete, genau wie Königinnen und wurden auch von den Arbeitern als solche respektiert. — Forel macht darauf aufmerksam, daß man unbefruchtete Weibchen am häufigsten bei denjenigen Ameisen antrifft, deren beide Geschlechter mit Vorliebe getrennt erscheinen (siehe oben), und er hält es nicht für ausgeschlossen, daß die alten Jungfern doch noch unter die Haube kommen, indem sie später, wenn eine Männchengeneration erscheint, im Neste befruchtet werden. Meiner Ansicht nach dürfte dies aber nicht die Regel sein, da das getrennte Auftreten der Geschlechter im allgemeinen als eine Einrichtung zur Verhütung der Inzucht aufzufassen ist.

Zuweilen kann man auch Männchen nach dem Hochzeitsfluge noch im Neste antreffen (Forel, Janet). Sie werden nach Forel von den Arbeitern nicht angegriffen oder getötet, sondern meistens ebenso gut wie ihres-

[1]) Allerdings fand Janet bei Beauvais (Frankreich) noch am 23. Oktober ein Nest von Lasius flavus, welches von Geflügelten beiderlei Geschlechts wimmelte und vor dem Hochzeitsflug zu stehen schien. Doch hat es sich hierbei sicher um eine zweite Generation gehandelt.

gleichen behandelt. Allerdings scheint dies nach den neueren Beobachtungen Janets (1904) nicht immer der Fall zu sein und haben die zurückgebliebenen Männchen auch oft schwer zu leiden unter der Behandlung der Arbeiter. Vielleicht benehmen sich die verschiedenen Arten anders; wahrscheinlicher aber bestimmt der jeweilige Zustand der Kolonie in erster Linie das Verhalten der Arbeiter. Jedenfalls aber gehören die Behauptungen einiger Autoren, daß es regelmäßig zu einer Art „Drohnenschlacht" wie bei Bienen käme, in das Reich der Fabel.

* * *

Was ist das weitere Schicksal der am Hochzeitsfluge beteiligten Geschlechtstiere?

Die Männchen haben mit der Befruchtung ihren Lebenszweck erfüllt. Ihre psychischen und körperlichen Fähigkeiten sind auch derart, daß sie dem Staat in keiner Weise mehr nützen können. Sie sind ja so dumm, daß sie Freund und Feind nicht zu unterscheiden vermögen, sie entbehren ferner der Hauptwaffen, des Stachels und des Giftes, so daß sie auch zur Verteidigung, welche Funktion nach Analogie der Staaten höherer Tiere für die Männchen in erster Linie in Betracht käme, total unfähig sind. — Der Tod der Männchen tritt nicht, wie bei der Biene, unmittelbar nach dem Befruchtungsakt als dessen direkte Folge ein, sondern die Männchen können noch eine ganze Weile am Leben bleiben. Es ist jedoch nur noch ein Vegetieren; unfähig sich allein in der Welt zurecht zu finden und sich selbständig Nahrung zu verschaffen, sterben sie aus Entkräftung allmählich dahin, wenn anders sie nicht von einem Raubinsekt oder einem Vogel schon eher von ihrem Siechtum erlöst worden sind [1]).

Ganz anders aber die Weibchen! Bei ihnen beginnt nach der Befruchtung das Leben erst recht; große und ernste Aufgaben harren ihrer jetzt. Die Erhaltung und Verbreitung der Art liegt allein in ihren Händen. Niemals kehren sie nach der Befruchtung wieder in ihr heimatliches Nest zurück, wie Huber und Forel übereinstimmend nachgewiesen. Es ist schon a priori schwer einzusehen, wie die Weibchen, die im blinden Taumel das Nest verlassen haben und geradewegs in die Lüfte aufgestiegen sind, um erst in weiter Entfernung wieder auf die Erde zu kommen — wie diese ihr Heim wieder auffinden sollten, zumal wenn in dem Schwarm die Angehörigen vieler verschiedener Nester vereinigt waren. Die junge Bienenkönigin macht bekanntlich vor dem Hochzeitsflug mehrere vorbereitende Orientierungsflüge, um den Ort

[1]) Ein sehr auffallendes Verhalten der ♂♂ (nach dem Hochzeitsfluge?) beobachtete Savage bei der afrikanischen Anomma rubellus. Er sah nämlich einmal unter einem Zuge dieser Wanderameise eine Anzahl entflügelter ♂♂ marschieren. Er versuchte einige davon von der Kolonne zu entfernen, aber sie kehrten, wenn freigelassen, wieder dahin zurück. — Emery bemerkt dazu, daß die Flügel der Anomma-♂♂ (Dorylus) viel leichter abfallen als bei anderen Ameisenmännchen. „Welche Bedeutung dieser Eigenschaft sowie dem Verbleiben der entflügelten ♂♂ unter der Bevölkerung zukommt, ist ein sehr merkwürdiges Problem, zu dessen Lösung es fernerer Beobachtungen bedarf" (Emery 1895). — Ganz ähnliches wie Savage beobachtete W. Müller bei brasilianischen Ecitonen, indem auch in deren Zügen mehrfach entflügelte Männchen sich befanden.

ihrer Heimstätte ja recht sicher ihrem Gedächtnis einzuprägen. Bei den Ameisen fällt dies weg und damit auch die Möglichkeit des Zurückfindens. Denn die „unbekannte Kraft" Bethes ist doch zu unbekannt, um ernstlich in Frage zu kommen. Auch die Annahme, daß die Weibchen etwa in fremden Nestern ihrer Art Zuflucht suchten, wird durch die Beobachtungen Hubers und Forels hinfällig, wonach jedes fremde Weibchen, welches auf eine Kolonie (auch derselben Spezies) fällt, von den Arbeitern sofort angegriffen und getötet wird[1]).

So stehen also die jungen befruchteten Weibchen vollkommen allein in der Welt; sie gehen ihre eigenen Wege, direkt auf ihr Ziel, eine Familie zu gründen, los. Tausende und Abertausende freilich erreichen dieses Ziel nicht; massenweise fallen sie Raubinsekten, Spinnen, Amphibien, Reptilien und Vögeln zum Opfer und werden zertreten, bevor sie überhaupt mit ihrer Aufgabe beginnen konnten, und auch diejenigen, die damit bereits begonnen, erwarten noch vielerlei Gefahren. Nur wenigen ist es vergönnt das Werk zu vollenden. Die ungeheuer große Zahl von Weibchen, die jedes Jahr geboren werden und die kaum bemerkbare Zunahme der Kolonien in einer Gegend sind der deutlichste Beweis dafür, wie dornenvoll und gefährlich der Weg der jungen Weibchen ist.

2. Gründung neuer Kolonien.

Während bei den Bienen die Vermehrung der Völker in der aufdringlichsten Weise vor aller Augen sich abspielt, indem die alte Königin mit einem beträchtlichen Teil des alten Volkes auszieht („schwärmt") und in einer neuen Wohnung ihr Staatenleben sofort weiterführt, entzieht sich die Neugründung von Ameisenkolonien für gewöhnlich den Blicken der Menschen; denn sie geschieht unterirdisch oder wenigstens ganz im Verborgenen. Der neue Ameisenstaat ist auch nicht gleich fertig wie bei den Bienen, sondern er muß jedesmal vollkommen neu geschaffen werden. Hierin liegt einer der tiefgreifendsten Unterschiede zwischen Ameisen- und Bienenstaat; wird doch durch denselben der Grad und die Art der Arbeitsteilung ganz wesentlich beeinflußt.

Nach dem Gesagten kann es nicht wundernehmen, daß die Frage der Koloniegründung der Ameisen lange Zeit ein ungelöstes Problem geblieben ist und daß, wie überall, wo wir auf Vermutungen angewiesen sind, mehrere Ansichten darüber aufgestellt wurden. Auf der einen Seite nahm man an, daß die befruchteten Weibchen allein imstande seien, eine neue Familie zu gründen, auf der anderen Seite dagegen glaubte man, daß die Weibchen dazu unbedingt fremder Hilfe bedürfen.

Die erste Anschauung wurde von Huber begründet, dem wir überhaupt die ersten Beobachtungen und Versuche über die Neuentstehung von Ameisenkolonien verdanken. Die zweite Hypothese wurde zuerst von Lepeletier de St. Fargeau ausgesprochen: er nahm an, daß einzelne befruchtete Weibchen, welche sich nach dem Hochzeitsfluge da und dort verkrochen haben, von zufällig umherirrenden Arbeitern aufgefunden werden, und daß dann diese den

[1]) Nach den neuesten Beobachtungen Wasmanns scheint Formica rufa eine Ausnahme davon zu machen (s. unten).

Weibchen sich anschließen, um gemeinsam mit ihnen eine neue Kolonie zu gründen. Auch Ebrard und Forel hielten diese Anschauung zunächst für die wahrscheinlichere, obwohl letzterer auch die Huber'sche Meinung nicht absolut verwerfen mochte.

Heute wissen wir nun auf Grund der glücklich durchgeführten Versuche von Lubbock, Mc Cook, Blochmann, Forel, Wheeler, Janet, v. Buttel u. a., daß die Vermehrung der Ameisenvölker nicht nach einem einzigen Schema erfolgt, sondern auf verschiedene Weise geschehen kann. Danach bestehen die beiden obigen Anschauungen (von Huber und Lepeletier) zu Recht, und außerdem kommt sogar noch eine dritte Art der Koloniegründung in Betracht, nämlich Spaltung eines Volkes in mehrere.

a) Koloniegründung durch ein oder mehrere (der gleichen Spezies angehörende) Weibchen. — Diese Art der Völkervermehrung ist entschieden die ursprünglichste und verbreitetste. Sie ist bis jetzt schon bei einer ganzen Anzahl verschiedener Ameisen festgestellt, so bei Myrmica ruginodis (durch Lubbock), bei Camponotus pennsylvanicus (durch McCook), bei Camp. ligniperdus (durch Blochmann und Forel [1902]), bei Camp. herculeanus und Formica fusca (durch Janet), bei Lasius niger (durch Janet und v. Buttel) usw.

Der Vorgang scheint sich überall in ziemlich übereinstimmender Weise abzuspielen. Das Weibchen, welches wir oben nach dem Hochzeitsfluge bzw. nach der Befruchtung verlassen haben, nimmt zunächst eine sehr merkwürdige Prozedur an sich vor, nämlich das Abwerfen der Flügel. Diese Organe haben ihre Funktion, die Verbreitung der Art zu ermöglichen, erfüllt und sind nun vollkommen nutzlos geworden. Ja, nicht nur das — sie sind jetzt geradezu schädlich, indem sie die Weibchen bei ihren unterirdischen Arbeiten nur hindern. Deshalb werden sie kurzer Hand entfernt. Die Weibchen breiten zu diesem Zweck ihrer Flügel möglichst weit aus, drücken sie gegen die Erde, krümmen sich bald nach der einen, bald nach der anderen Seite, um die Wirkung zu erhöhen, und helfen endlich auch mit den Beinen nach, indem sie mit denselben über die Flügel herübergreifen und sie an der Wurzel herabzudrücken suchen [1]). Gewöhnlich braucht es gar nicht allzu vieler Anstrengung, da die Flügel merkwürdig leicht abfallen.

Zweifellos treten nach der Befruchtung Veränderungen an den Flügelwurzeln ein, welche das Abbrechen der Flügel ermöglichen. Denn bei normal befestigten Flügeln würde dies nicht so leicht gelingen; und würden die Flügel etwa von Anfang an schon so lose sitzen, so dürften sie kaum zum Fluge brauchbar sein. Ferner werfen ja die unbefruchtet gebliebenen Weibchen ihre Flügel nicht ab, obwohl sie doch meistens Arbeitergewohnheiten annehmen und ihnen dabei die Flügel sehr hinderlich sein müssen; sie werden sich eben derselben nicht ohne weiteres entledigen können. Allerdings werden auch diese Geschöpfe, wie oben bereits erwähnt, mit der

[1]) Jeder kann sich selbst leicht von diesem Vorgang überzeugen. Man braucht nur z. B. von den im Juli bis August überall, auch in den Straßen der Städte massenweise heumlaufenden Lasius-♀♀ einige in ein Glasgefäß mit etwas feuchtem Sand einzusperren, so werfen sie hierin in kurzer Zeit ihre Flügel ab.

Zeit manchmal flügellos, jedoch auf andere Weise, indem sie beim Arbeiten die zarten zerbrechlichen Organe häufig verletzen und allmählich ganz abstoßen. Welcher Art die Veränderungen an der Flügelwurzel sind, darüber wissen wir noch gar nichts, und es wäre jedenfalls lohnenswert, diese Frage näher zu verfolgen.

Nachdem nun die befruchteten Weibchen sich ihrer Flügel entledigt, beginnen sie sofort mit der Herstellung einer Wohnung, wobei sie eine große Geschicklichkeit an den Tag legen. Vermöge ihrer bedeutenderen Größe und Stärke sind sie den Arbeitern darin weit überlegen, und es ist geradezu erstaunlich, welche Veränderungen ein einziges Weibchen im künstlichen Nest über Nacht hervorzubringen vermag. Das Ziel ihrer Arbeit geht dahin, einen allseitig geschlossenen Raum („Kessel") herzustellen, sei es, daß sie sich unter Steinen in die Erde eine Höhlung graben, oder daß sie unter Rinde in hohlen Zweigen oder Mauerspalten usw. durch Verstopfen oder Zumauern der Öffnungen sich einschließen.

Ist dies geschehen, so beginnt die Eiablage. Die Eier, die anfänglich nur spärlich erscheinen, werden zu einem kleinen Paket zusammengeklebt und von der Mutter sofort in Obhut und Pflege genommen. Haben wir soeben die junge Königin als ausgezeichnete Baumeisterin kennen gelernt, so sehen wir sie jetzt nicht minder tüchtig in der Brutpflege. Sie hält sich stets bei ihren Eiern auf, bewacht sie und sucht sie bei drohender Gefahr in Sicherheit zu bringen; sie beleckt und reinigt sie, genau wie es im ausgebildeten Staate die Arbeiter tun. Die gleiche Pflege wendet sie den ausgeschlüpften Larven zu, denen sie außerdem auch noch Nahrung darreicht. Sie unterstützt des weiteren die Larven beim Kokonspinnen, indem sie kleine Sandkörnchen usw., welche zur Befestigung der ersten Fäden nötig sind, heranbringt. Ist das Gespinst fertig, so reinigt sie dasselbe wieder von den daran haftenden Körnchen; und kommt dann endlich die Zeit des Ausschlüpfens, so greift sie auch dabei hilfreich ein, indem sie das Gespinst öffnet und die darin eingesperrten Imago befreit.

Sie weiß übrigens dabei recht wohl ihre eigenen Puppen von fremden zu unterscheiden, wie aus einem Versuch Blochmanns hervorgeht. Er gab einem Weibchen von Camponotus ligniperdus, welches bereits einige ihrer eigenen Larven erzogen hatte, mehrere dem Ausschlüpfen nahe Puppen von Formica sanguinea ins Nest. Es trug dieselben wohl hier und da herum, wie ihre eigene Brut, niemals aber öffnete es eine von ihnen, so daß diese fremden Puppen schließlich alle zu Grunde gingen, während es die eigenen Puppen zum Ausschlüpfen brachte. — Mit dem Ausschlüpfen der Imago ist die Brutpflege noch nicht beendet, sondern auch dem eben ausgeschlüpften jungen Wesen wendet die Mutter so lange, bis es vollkommen erhärtet und eines selbständigen Lebens fähig ist, ihre Sorgfalt zu. Die Zeit von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der ersten Arbeiterinnen ist sehr verschieden und hängt wohl ebenso sehr von der Spezies als von der Temperatur und anderen äußeren Bedingungen ab. Die Angaben darüber schwanken zwischen sechs Wochen (Formica fusca, Camponotus ligniperdus) und einem Jahr (Lasius niger [nach v. Buttel]).

Womit ernährt die junge Königin ihre ersten Larven? Diese Frage ist nicht so einfach zu lösen. Denn wir erfuhren ja eben, daß das Weibchen sich ganz und gar einmauert und sich von der Außenwelt vollständig abschließt. Und da sie auch keine Vorräte im „Kessel" ansammelt, bevor sie sich darin einsperrt, so ist sie also völlig ohne Nahrung. Forel (1902) hat auch experimentell festgestellt, daß junge befruchtete Weibchen tatsächlich lange Zeit (neun Monate!) ohne Darreichung von Nahrung zu leben und dabei einige Larven aufzuziehen vermögen.

Vielleicht, so könnte man denken, haben die Weibchen von ihrem heimatlichen Neste noch eine tüchtige Portion Nahrung auf ihren Lebensweg (im Kropf) mitgenommen. Es sind darüber noch keine Untersuchungen angestellt; doch halte ich dies schon a priori für ausgeschlossen, da der Vorrat doch sehr groß sein müßte, dadurch aber das Fliegen wesentlich erschwert, wenn nicht ganz unmöglich gemacht würde. Es bleibt uns daher wohl nichts anderes übrig, als die Nahrungsreserven im Körper der Königin selbst zu suchen; zum Teil dürften dieselben in dem Fettkörper, der bei den jungen Weibchen nach Blochmann sehr voluminös ist, bestehen, zum Teil aber auch in der überaus kräftigen Flügelmuskulatur, welche ja nach dem Abfallen der Flügel funktionslos geworden ist, und nun der Histolyse und Resorption anheimfällt. Auf diese letztere Nahrungsquelle wurde erst in jüngster Zeit von Wheeler (1904) und Janet aufmerksam gemacht.

So viel steht also fest, daß die jungen Mütter die Brut lediglich auf Kosten ihres eigenen Körpers aufziehen. Es bleibt sich dabei ganz gleich, ob die Ernährung durch „Speichel" geschieht, oder dadurch, daß die Weibchen einen Teil ihrer Eier auffressen und dieselben als Futtersaft ihren Larven wieder darreichen [1]). Wahrscheinlich sind bei den Ameisen beide Ernährungsweisen kombiniert; denn einerseits ist schon mehrfach (Forel, Janet, v. Buttel usw.) beobachtet, daß die Weibchen nicht selten von ihren Eiern und Larven fressen, und andererseits müssen wir aus der kräftigen Entwickelung der Speicheldrüsen schließen, daß sie ein reichliches Sekret liefern, welches nach Analogie des Bienen- und Termitenspeichels höchst wahrscheinlich zur Ernährung dient.

Es ist keine „Tugend", kein Zeichen von „Aufopferung", wenn die junge Mutter ihre Brut mit ihrem eigenen Fleische füttert, sondern Notwendigkeit.

---

[1]) Nach den neuesten Beobachtungen Jacob Hubers in Para füttert das junge Weibchen von *Atta sexdens* die Larven direkt mit ihren Eiern. Er berichtet darüber: „Nachdem die junge Mutterameise das Ei zur Welt gebracht, betastet sie dasselbe zuerst während einiger Sekunden und wendet sich sodann an eine Larve, welche sie mit den Fühlern kitzelt, bis dieselbe anfängt ihre Kiefer zu bewegen, worauf das Ei meist mit ziemlicher Kraft mit einem seiner Enden zwischen die Kiefer gestoßen wird, welche nun fortfahren, sich gegen dasselbe zu bewegen. Dabei steht das Ei bald senkrecht vom Körper ab, bald liegt es mehr oder weniger ihrer Bauchseite an. Im letzteren Fall drückt die Mutterameise das Ei oft noch durch einen Fußtritt an. Ist die Larve noch klein, so wird das Ei gewöhnlich nach kurzer Zeit wieder weggenommen und einer anderen Larve gegeben; eine große Larve jedoch ist im stande, ein Ei im Verlauf von drei bis fünf Minuten vollständig auszuschlürfen, sodaß nur noch die kollabierte Eihaut übrig bleibt".

Denn nur dadurch, daß sich das Weibchen von der Außenwelt vollständig abschließt, findet es Sicherheit für sich und seine Brut. Würde das Nest offen sein, oder Zugänge von außen zu ihm führen, so würden sich sicherlich bald Räuber einfinden, welche den Eiern und Larven nachstellten, zumal wenn die Königin, ihre Brut unbewacht zurücklassend, auf Nahrungssuche ausgegangen. Auch die Königin selbst würde sich ja auf ihren Streifzügen vielerlei Gefahren aussetzen und dadurch das Schicksal ihrer Familie fortwährend in Frage stellen. Es ist also ein überaus vorteilhafter Instinkt, welcher die jungen Weibchen zum Zweck der Koloniegründung sich vollkommen einmauern läßt. Derselbe konnte sehr wohl durch Naturauslese gezüchtet werden, zumal die Weibchen sich dafür nicht erst besondere Nahrungsreserven neu erwerben mußten, sondern in den funktionslos gewordenen kräftigen Flügelmuskeln solche bereits besaßen.

Die Gründung einer neuen Kolonie geschieht nicht immer durch ein einziges Weibchen, sondern es können, wie Forel und andere festgestellt haben, zwei, drei und mehr Weibchen derselben Art sich zusammentun, um gemeinsam ihre Brut aufzuziehen[1]). v. Buttel beobachtete im künstlichen Neste, daß ein Weibchen (von Lasius niger), welches kein richtiges Gemach zu bauen imstande war, in die daneben befindliche wohlgebaute Wohnung eines anderen eindrang, und sogar ihre Eier mitbrachte. Die beiden vertrugen sich sehr gut und zogen gemeinsam ihre Larven auf. Sobald aber die ersten Arbeiter erschienen waren, bekämpften sich die zwei Königinnen aufs heftigste, bis die eine unterlag[2]). Es wäre sehr wichtig zu erfahren, ob dies die Regel ist, d. h. ob schließlich, nachdem die Kolonie gegründet ist, vorerst nur ein Weibchen das Regiment behält. Ist dies nämlich der Fall, so können wir für das Vorhandensein mehrerer, oft sehr vieler befruchteter Weibchen im ausgebildeten Ameisenstaat keine andere Erklärung gelten lassen, als daß die auf oder im Neste befruchteten Weibchen von den Arbeitern am Ausfliegen verhindert und in das Nest zurücktransportiert werden, wie oben geschildert. Ist jedoch die v. Buttelsche Beobachtung nur eine Ausnahme, durch äußere Momente veranlaßt, und werden also die überzähligen Königinnen für gewöhnlich nicht entfernt, so bleibt uns auch noch die Annahme, daß die polygynen Staaten ihre Gründung mehreren Weibchen verdanken[3]).

Die Frage hat noch eine andere Bedeutung: Bleiben nämlich die verschiedenen Weibchen, die gemeinschaftlich eine Kolonie gegründet haben, auch

---

[1]) Ob die etwa 50 Formica rufa-♀♀, welche Forel (Fourmis de la Suisse, p. 257) am Simplon unter einem Stein gefunden hat, sich zum Zweck der Koloniegründung vereinigt haben, ist sehr zweifelhaft.

[2]) Auch McCook (Agricultural Ant of Texas, p. 146) berichtet von einem Kampf zwischen zwei jungen Königinnen. — Möglicherweise ist auch die tote Atta-Königin, die Ihering neben einer lebenden in einem neuen Neste fand, das Opfer eines Zweikampfes gewesen.

[3]) Übrigens können auch ausgebildete polygyne Staaten wieder monogyn werden, wenn man sie unter ungünstigere Bedingungen bringt. So wurden nach Janet von Tetramorium caespitum und Solenopsis fugax alle überzähligen ♀♀ bis auf eines von den ☿☿ entfernt, sobald die Kolonien vom Freien in künstliche Nester versetzt wurden.

späterhin beisammen, so wird die neue Kolonie höchstwahrscheinlich aus den Nachkommen der verschiedensten Kolonien zusammengesetzt sein und bleiben, da ja beim Hochzeitsflug die Geschlechtstiere von zahlreichen Völkern der ganzen Umgebung sich zu einem einzigen Schwarm vereinigen und daher in buntester Mischung zu Boden fallen. — Werden aber nach der Gründung der Kolonie die überzähligen Weibchen entfernt, so wird dieselbe, wenn sie auch anfangs aus verschiedenen Elementen bestehen kann, allmählich rein werden, d. h. nur aus Nachkommen einer Königin bestehen. Und wenn später zu dieser Stammmutter auf die oben beschriebene Weise noch eine Anzahl Nebenmütter hinzukommen sollten, so ändert dies nichts am Blut der Kolonie, da die letzteren ja von ersterer abstammen und außerdem für gewöhnlich von ihren Brüdern befruchtet werden. Da nun normalerweise sämtliche Angehörige einer Kolonie derselben Form angehören und in Farbe und Skulptur auffallend übereinstimmen, so möchte ich die letztere Eventualität für die wahrscheinlichere halten und also die v. Buttelsche Beobachtung über die plötzliche Umwandlung der gegenseitigen Gesinnungen der gemeinsamen Gründerinnen als die Regel ansehen.

Es wäre dies nicht die einzige Instinktsänderung, die nach dem Auskriechen der ersten Arbeiter in der jungen Königin vor sich geht. Auch der Bau- und Brutpflegeinstinkt tritt nach dem Erscheinen der Arbeiter mehr und mehr in den Hintergrund, in dem Maße, als die Kinder nun diese Funktionen übernommen haben. Übrigens geht die Königin dieser Instinkte nicht vollkommen verlustig und sinkt etwa jetzt zur bloßen Eierlegmaschine herab (wie die Bienenkönigin), sondern die Instinkte, die wir bei der Koloniegründung tätig sahen und bewunderten, bleiben ihr latent erhalten und können jederzeit wieder zum Vorschein kommen [1]). So helfen die Weibchen, wenn der Kolonie Gefahr droht, häufig beim Rettungswerk mit, indem sie die Brut in Sicherheit schleppen, beim Wiederaufbau zerstörter Wälle sich beteiligen usw. (Wheeler, Janet u. a.). Ja, nicht nur das, — sie können nach Janet sogar zum zweitenmal eine neue Kolonie gründen, wenn sie ihrem Stammneste entnommen und isoliert werden!

Sobald einige Arbeiter ausgekommen sind, beginnt das Gesellschaftsleben; denn die Kinder bleiben bei der Mutter und teilen sich mit ihr in der Arbeit. Die ersten Arbeiter, die erscheinen, sind auffallend klein, das hindert sie aber nicht, alle Arbeiterfunktionen zu übernehmen. Zunächst bahnen sie sich einen Weg aus dem Gefängnis, um Nahrung herbeizubringen, sowohl für sich, als die Brut und die Königin, deren innere Nahrungsquellen vollkommen erschöpft sind. Sie beginnen ferner die Brutpflege auszuüben und den Ausbau des Nestes in Angriff zu nehmen usw.; kurz sie entlasten das Weibchen in jeder Weise, so daß letzteres sich nunmehr ungestört dem Geschäft des Eierlegens widmen kann. Die Folge der Arbeitsteilung drückt sich denn auch baldigst darin aus, daß die Ovarien der Königin sich mächtig entwickeln und die Produktion der Eier bedeutend steigt. Ferner ergeben jetzt auch die Larven,

[1]) Die ♀♀ der Ponerinen betragen sich ihr ganzes Leben lang wie gewöhnliche ☿☿; sie suchen sich auch in ausgebildeten Kolonien selbständig ihre Nahrung und beteiligen sich auch an allen häuslichen Geschäften (Wheeler).

da sie reichlicher Kost bekommen, größere, normale Arbeiter. — Damit verlassen wir die neue Kolonie; die weitere Entwickelung derselben soll unten, wo von dem Wachstum der Kolonien die Rede ist, näher verfolgt werden.

b) Koloniegründung mit Hilfe von Allianzen. — Bei einer ganzen Anzahl von Ameisen sind die Weibchen allein nicht mehr imstande, eine neue Familie zu gründen, da ihnen die nötigen Instinkte usw. mehr oder weniger abhanden gekommen sind. Sie bedürfen daher anderweitiger Unterstützung. Diese kann ihnen entweder von jungen Weibchen einer anderen Spezies, welche im Vollbesitz der Bau- und Brutpflegeinstinkte sind, zuteil werden, oder von Arbeitern der gleichen oder auch einer anderen Art. Somit haben wir folgende Möglichkeiten von Allianz- bzw. Adoptionsgründungen in Betracht zu ziehen:

1. Das der Alleingründung unfähige („abhängige") Weibchen begegnet nach dem Hochzeitsfluge einem „unabhängigen" Weibchen, schließt sich diesem an und läßt sich von ihm ihre Jungen aufziehen. Es entstehen dadurch stets dauernd „gemischte Kolonien" (Allianzkolonien), da ja das „unabhängige" Weibchen selbst ebenfalls Nachkommenschaft bekommt (Strongylognathus testaceus + Tetramorium).

2. Das „abhängige" Weibchen wird nach dem Hochzeitsfluge von Arbeitern der gleichen Art aufgefunden und als Königin angenommen. Hier übernehmen dann die Arbeiter die Funktionen, deren das Weibchen nicht mehr fähig ist, wie im ersten Fall das „unabhängige" Weibchen dieselben übernommen hat (Formica rufa?).

3. Das „abhängige" Weibchen sucht nach dem Hochzeitsfluge weisellose Kolonien einer anderen Art auf, läßt sich hier adoptieren und seine Brut aufziehen. Dadurch entstehen natürlich zunächst „gemischte Kolonien" (Adoptionskolonien). Da aber die weisellosen Kolonien mangels Nachwuchses über kurz oder lang aussterben, so werden aus den gemischten allmählich einfache Kolonien, die lediglich aus den Nachkommen der adoptierten Königin bestehen.

Auf diese Weise vollziehen, wie Wheeler und Wasmann in jüngster Zeit festgestellt, mehrere Formica-Arten die Neugründung ihrer Kolonien, wie F. consocians (mit Hilfe von F. incerta), truncicola (mit Hilfe von F. fusca), ferner wahrscheinlich noch F. microgyna (mit Hilfe von incerta), F. exsectoides (mit subsericca), ausnahmsweise vielleicht auch F. rufa (mit fusca). Auch bei einer Myrmicine, Stenamma tenesseense, scheint die Vermehrung der Völker mit Hilfe von Adoptionskolonien vor sich zu gehen.

Nicht immer werden übrigens die Adoptionskolonien nach Aussterben der Hilfsameisen wieder zu einfachen Kolonien, sondern es können auch dauernde gemischte Kolonien aus ihnen hervorgehen, indem nämlich die Nachkommen des adoptierten Weibchens neue Arbeiterpuppen ihrer Hilfsameisen berauben und aufziehen. Es handelt sich dann allerdings nicht mehr um die ursprüngliche Adoptionskolonie, sondern um eine sekundäre Raubkolonie. Näheres darüber siehe unten Kap. VII, A. 2.

c) Koloniegründung durch Spaltung. Dieser Vermehrungsmodus ist bis jetzt nur selten beobachtet. Forel (1873, S. 285) berichtet einen derartigen Fall von Formica pratensis: ein sehr starkes Volk dieser Ameisen

legte mehrere Zweigniederlassungen an, welche mit der Stammkolonie durch Straßen verbunden waren und auch einen regen Verkehr mit derselben unterhielten. Im folgenden Frühjahr änderte sich aber das Bild: die gegenseitigen Besuche hörten auf, der Zusammenhang war unterbrochen. Und nicht nur das — sondern die Bewohner der Zweignester und des Stammnestes waren sich auch vollkommen fremd geworden, so daß sie sich bei Begegnungen bekämpften. Damit war das Kriterium für die Selbständigkeit der Kolonien gegeben! Es hat also hier tatsächlich eine Völkervermehrung durch Spaltung stattgefunden. Leider teilt uns Forel nicht mit, ob in die neuen Kolonien auch Königinnen mitgezogen sind.

Dieser Fall dürfte keineswegs vereinzelt sein, sondern höchstwahrscheinlich kommen solche Koloniegründungen durch Spaltung bei allen Ameisen, die Zweigkolonien anlegen (Formica-Arten), öfter vor. Wasmann (1905) möchte für Formica rufa diesen Gründungsmodus sogar für den normalen oder wenigstens häufigsten ansehen. Denn einerseits sind junge, selbständig gegründete Kolonien von rufa noch niemals, und kleine gemischte Kolonien rufa + fusca nur sehr selten gefunden worden, und andererseits zeigt gerade die rufa eine ausgesprochene Neigung zur Bildung von Zweigkolonien. Dazu kommt, daß, wie Wasmann neuerdings festgestellt, befruchtete rufa-Weibchen in einer fremden Kolonie ihrer Art leicht aufgenommen werden, so daß also weisellose Zweigkolonien leicht in den Besitz von Königinnen kommen können.

Während es sich bei diesen Fällen um eine allmähliche Trennung handelt, so sollen bei den niederen Ameisen, den Ponerinen, spontane Spaltungen vorkommen, indem bei diesen ein Teil der Arbeiter mit den jungen Königinnen auszieht (ähnlich wie bei den Bienen), um neue Kolonien zu gründen (Wheeler). Direkt beobachtet ist ein solcher Exodus allerdings noch nicht, doch glaubte Wheeler auf Grund verschiedener Beobachtungen zu dieser seiner Annahme wohl berechtigt zu sein.

3. Weiterentwickelung und Verfall der Kolonien.

a) Das Wachstum der Kolonien. Sobald das junge Weibchen in den Besitz einiger Hilfskräfte gekommen ist — sei es durch Aufzucht einiger Arbeiter oder Allianz oder Adoption —, so ist die Existenz der neuen Kolonie so gut wie gesichert. Die Weiterentwickelung geht dann rasch von statten: denn infolge der Arbeitsentlastung und reichlicheren Ernährung der Königin wird deren Eiproduktion eine sehr rege; dann verläuft auch die Metamorphose jetzt viel rascher, da die Larven durch die Arbeiter besser und reichlicher verpflegt werden als es durch die Mutter allein geschehen konnte. Selten dürfte die fördernde Wirkung der Arbeitsteilung sich deutlicher und augenscheinlicher dokumentieren, als beim werdenden Ameisenstaat.

Das Tempo und die Grenzen der Entwickelung ist je nach den Ameisenarten sehr verschieden und hängt natürlich in erster Linie von der Fruchtbarkeit der betreffenden Weibchen ab. Da gibt es einerseits Ameisen mit sehr beschränkter Fruchtbarkeit, wie z. B. die Ponerinen, deren Weibchen

nach Wheeler meistens nur zwei (oder nur wenig mehr) Eier auf einmal legen und zwischen jeder Eiablage Pausen von einigen Tagen oder Wochen machen. Andererseits gibt es Ameisen, deren Fruchtbarkeit schier unbegrenzt erscheint, wie die Formica-Arten, Lasius usw.

Die Grenzen des Wachstums, d. h. die Bevölkerungszahl, die eine Kolonie erreichen kann, wird aber auch noch durch andere Momente mehr oder weniger beeinflußt. So wird eine Kolonie natürlich um so schneller und stärker wachsen, je größer die Zahl der ihr angehörigen befruchteten Weibchen ist.

Ferner dürfte auch das Eierlegen der Arbeiterinnen einen Einfluß auf die Volksincrescenz ausüben. Wir wissen ja aus dem vorigen Kapitel, daß die Arbeiterinnen sehr häufig wohlentwickelte Ovarien besitzen, und Forel und Lubbock haben schon vor längerer Zeit festgestellt, daß die Arbeiterinnen wirklich mitunter Eier legen können, welche sich zu Imagines entwickeln. Die neueren Beobachtungen von Miß Fielde, Reichenbach, Wheeler, Viehmeyer belehren uns sogar, daß dies eine ganz häufige und gewöhnliche Erscheinung ist: Miß Fielde spricht von Hunderten und Viehmeyer von Tausenden von Eiern, welche in weisellosen Kolonien in relativ kurzer Zeit abgelegt wurden. Daß das Eierlegen der Arbeiterinnen bis jetzt meistens nur in weisellosen Kolonien beobachtet wurde, ist nicht etwa ein Beweis dafür, daß die Arbeiterinnen in Kolonien mit Weibchen sich der Eiablage überhaupt ganz enthalten, sondern es rührt dies wohl daher, daß wir eben in weibchenhaltigen Kolonien nicht wissen können, ob die Eier vom Weibchen oder von Arbeiterinnen herstammen, während in weisellosen Kolonien die Eier ja nur von Arbeiterinnen herkommen können. Nach den anatomischen Befunden von Miß Holliday ist es wohl sicher, daß bei vielen Ameisen auch in ganz gesunden Kolonien die Arbeiterinnen sich gar nicht unwesentlich an der Vermehrung des Volkes beteiligen. Jedenfalls darf dieses Moment bei der Beurteilung der Volksincrescenz nicht ganz außer Acht gelassen werden.

Endlich muß auch die Lebensdauer der Weibchen berücksichtigt werden. Leider wissen wir aber über die Altersgrenzen der Ameisen noch recht wenig; Lubbock, Janet und Wasmann haben uns zwar gezeigt, daß die Weibchen einiger Formica- und Lasius-Arten das für Insekten unerhörte Alter von 10 bis 15 Jahren erreichen können, doch erlauben uns diese wenigen Angaben noch keine Schlüsse auf die übrigen Ameisen, welche sicher auch in diesem Punkte sich unterschiedlich verhalten.

Berücksichtigen wir alle diese Faktoren neben der spezifischen Fruchtbarkeit der Weibchen, und nehmen wir ferner auch die äußeren Lebensbedingungen (Klima) hinzu, so werden uns die gewaltigen Differenzen bez. der Größe bzw. der Bevölkerungszahl der verschiedenen Ameisenstaaten ohne weiteres klar.

Wir kennen Staaten, die in ihrer Blütezeit nicht mehr als 50 bis 100 Arbeiter besitzen (Ponerinen, Leptothorax), auf der anderen Seite aber Staaten, die viele Hunderttausende und mehr Einwohner beherbergen. Die volkreichsten Kolonien bilden die Formica-Arten, speziell F. rufa, pratensis, exsecta oder exsectoides. Die Schätzungen über die Einwohnerzahl eines derartigen Formica-Nestes gehen allerdings ziemlich weit auseinander, so schätzt sie Lubbock auf 400 000 bis 500 000, Forel auf etwas über 100 000,

und Yung, der langwierige Zählungen (bei F. rufa) vornahm, auf 50 000 bis 100 000. — Nehmen wir das ungefähre Mittel dieser Schätzungen, so ergibt sich etwa 150 000 bis 200 000 Einwohner pro Nest. Aber gerade die Formica-Arten, insbesondere rufa, exsecta und exsectoides legen mit Vorliebe Zweigniederlassungen an, welche häufig die Größe der Stammkolonie erreichen. Und auch die Zahl dieser Zweigniederlassungen kann mitunter sehr groß werden: so erwähnt Forel ein Volk von Formica exsecta mit etwa 200 und McCook ein solches mit etwa 1600 Zweignestern, welche alle miteinander in Verbindung standen. Wenn wir nun für jedes dieser Zweignester nur 50 000 Einwohner annehmen, so haben wir es hier mit Millionenstaaten zu tun.

b) **Kolonientod.** — Die Staaten gehen denselben Weg wie die organischen Einzelwesen: sie entstehen, wachsen und vergehen. Untersuchen wir die Ursachen des natürlichen Todes der Ameisenstaaten, so wird derselbe wohl vor allem durch den Tod der Stammutter eingeleitet. Der Staat kann sich allerdings noch längere Zeit nach dem Verlust seiner Gründerin am Leben erhalten, besonders wenn noch eine Anzahl Nebenköniginnen vorhanden sind. Die Formica-Kolonien, deren Weibchen, wie eben erwähnt, 10 bis 15 Jahre alt werden können, vermögen denn auch nach Wasmanns Ansicht (1905) eine Lebensdauer von mindestens 20 Jahren zu erreichen.

Der Tod der Königin hat übrigens auch (wenigstens in monogynen Staaten) einen direkten Einfluß auf das Befinden der Arbeiter, wovon man sich in künstlichen Nestern leicht überzeugen kann. Stirbt die Königin, so folgen die Arbeiter gewöhnlich bald nach: mit dem Tode des Weibchens scheint in der Tat die Hauptquelle der Lebensenergie für die Arbeiter zu versiegen.

Auch das Ausgehen des im Receptaculum seminis des Weibchens befindlichen Samens kann vielleicht den Verfall des Volkes bedeuten. Bei dem hohen Alter, welches die Ameisen erreichen können, dürfte diese Eventualität gar nicht selten vorkommen, da ja das Receptaculum nur einmal im Leben des Weibchens, nämlich während des Hochzeitsfluges oder kurz nachher, gefüllt wird.

Bei den parasitisch lebenden, arbeiterlosen Gattungen Anergates, Epoecus usw. ist der Untergang der Gesellschaft durch das Aussterben der Wirtsameisen bedingt.

Viele Ameisenstaaten erreichen ihre physiologische Altersgrenze, die in erster Linie von dem Alter der Königin bestimmt wird, gar nicht, sondern gehen schon vorher zugrunde; sei es, daß sie durch Kriege oder Überfälle von Sklavenräubern aufgerieben und vernichtet werden, sei es, daß sie an Krankheiten dahinsterben. Von letzteren seien erwähnt die Milbenräude, welcher manches Volk zum Opfer fällt, und sodann die Anwesenheit von Socialparasiten, insbesondere der Lomechusen, durch welche die normale Brutpflege gestört und das Erziehen krüppelhafter Zwischenformen, welche sowohl zur Arbeit als auch zur Eiproduktion unfähig sind, veranlaßt wird. — In künstlichen Nestern wird der Untergang der Völker am häufigsten durch Schimmelbildung verursacht, in der freien Natur dürfte dies jedoch

nur selten vorkommen; höchstens in schwachen, im Absterben begriffenen Kolonien dürfte überhaupt eine Schimmelvegetation aufkommen und dann vielleicht auch das Ende des Volkes beschleunigen.

4. Metamorphose und Brutpflege.

a) Eistadium. Der Vorgang der Eiablage vollzieht sich nach Janet (1904) etwa folgendermaßen: das Weibchen nimmt eine charakteristische Stellung ein, indem es Kopf und Thorax gesenkt, das Abdomen erhoben und den Stachel weit ausgestreckt hält. Das dann nach kurzer Zeit erscheinende Ei tritt sehr rasch aus. Gewöhnlich bleibt es aber an der Spitze des Abdomens noch eine Weile haften, bis das Weibchen den Hinterleib senkt und das Ei an der Erde abstreift, von wo es meistens von einer Arbeiterin sofort aufgelesen wird. Nach Wheeler (1900), Viehmeyer u. a. nehmen die Arbeiter häufig auch die Eier gleich beim Austreten aus dem Hinterleib in Empfang, ja manchmal ziehen sie das Ei schon heraus, bevor es noch den Hinterleib verlassen hat. Während der Eiablage halten sich auch stets eine Anzahl von ihnen bei der Königin auf, besonders in der Nähe des Hinterleibes, welchen sie leise mit den Fühlern betasten und eifrig belecken. Verläßt die Königin ihren Platz, so zieht die ganze Gesellschaft mit, und es ist nicht selten, daß während des Marsches die Eiablage fortgesetzt wird [1]).

Die Zahl der jedesmal direkt hintereinander austretenden Eier ist sehr verschieden und kann zwischen 1 und 30 (oder mehr) schwanken. Auch bezüglich der zwischen die Eiablagen fallenden Pausen bestehen große Differenzen: bei den Ponerinen können dieselben Tage und Wochen währen, bei der von Viehmeyer beobachteten Formica sanguinea dagegen betrugen die Pausen in der Hauptlegeperiode regelmäßig nur 10 Minuten, gegen Ende der Legeperiode allerdings erschienen die Eier in unregelmäßigen Zeiträumen, durchschnittlich nach 1 bis $1^1/_2$ Stunden.

Die Farbe der Eier ist weiß oder gelblich, die Form meist ellipsoidisch; nur bei den Ponerinen sind sie länger und dünner, zylindrisch, bei Cerapachys wohl am längsten, nämlich etwa viermal so lang als dick.

P. Huber berichtet, daß die Eier an Größe zunehmen, also wachsen, und auch die späteren Autoren geben dies an. Exakte Messungen darüber sind aber noch nicht gemacht worden. v. Buttel hat zwar Messungen an Eiern vorgenommen, jedoch nur an frisch gelegten; er konstatierte dabei, daß schon diese mitunter recht beträchtliche Größendifferenzen aufweisen können. Möglicherweise ist daher Huber durch diese schon von Anfang an bestehenden Unterschiede getäuscht worden. Es soll damit jedoch die Hubersche Beobachtung nicht als direkt unwahrscheinlich hingestellt werden, denn es ist ja auch schon bei anderen Tieren ein Eiwachstum konstatiert worden. Die Vergrößerung des Eies kann durch Vakuolenbildung oder durch Aufnahme

[1]) Den jungen Müttern und eierlegenden Arbeiterinnen stehen gewöhnlich keine Geburtshelfer zur Seite; sie nehmen sich deshalb ihre Eier selbst ab, indem sie den Hinterleib stark nach vorne krümmen und so die Spitze desselben dem Munde nahe bringen.

von Flüssigkeit auf osmotischem Wege geschehen. Bei den Ameiseneiern ist letzteres wohl wahrscheinlicher, da dieselben ja von den Arbeitern fortwährend beleckt werden. Durch diese Beleckung, die in erster Linie der Reinigung dient, werden sie sicherlich auch mit Speichel überzogen, der durch das äußerst dünne Chorion leicht ins Innere gelangen kann.

Die Eier werden sehr häufig im Nest herumtransportiert, bald nach oben, bald nach unten usw., wo eben gerade die zuträglichste Temperatur und Feuchtigkeit herrscht. Sie bedürfen der Pflege durch die Arbeiter unbedingt; isoliert gehalten (d. h. ohne Arbeiter) gehen sie stets zugrunde. — Manche Ameisen (Eciton, Cerapachys) haben die Gewohnheit, ihre Eier zu bebrüten, d. h. sie mit ihrem Körper zu bedecken, wahrscheinlich zwecks besseren Schutzes oder auch zur Beschleunigung der Entwickelung (Wheeler 1903).

Die Dauer des Eistadiums schwankt zwischen 1 bis 5 Wochen, Huber und Forel geben etwa 14 Tage an, Janet (für Myrmica rubra) 23 bis 24 Tage, v. Buttel (für Lasius niger) 4 Wochen, Wheeler (für Leptogenys) 5 Wochen usw. Sehr kurz muß das Eistadium bei Formica, Solenopsis usw. sein, da bei diesen die ganze Metamorphose nur 6 bis 7 Wochen in Anspruch nimmt.

Die abgelegten Eier gelangen nicht alle zur Entwickelung, ein großer Teil wird von den eigenen Angehörigen aufgefressen. Wir haben ja oben schon erfahren, daß die junge Königin zur Fütterung ihrer ersten Larven vielfach ihre eigenen Eier benutzt. Aber auch im ausgebildeten Staate, bei reichlich vorhandener Nahrung, wird stets ein gewisser Prozentsatz der Eier verzehrt. Meistens besorgen dies natürlich die Arbeiter, doch beteiligen sich auch die Weibchen daran. So sah Viehmeyer in einer seiner Formica sanguinea-Kolonien, wie die Königin den Arbeitern die soeben von ihr frisch gelegten Eier wieder entriß, zerdrückte und den Inhalt verzehrte. Besonders stark scheint das Eierfressen bei den eierlegenden Arbeiterinnen im Schwunge zu sein; in einer weisellosen Kolonie von Formica sanguinea kamen von mehreren tausend Eiern nur etwa 20 zur Entwickelung, während die übrigen größtenteils verzehrt wurden (Viehmeyer). Die Arbeiterinnen verfuhren dabei häufig so, daß sie ihre eigenen eben austretenden Eier direkt von der Hinterleibsspitze wegnahmen, um sie gleich wieder aufzufressen.

b) Larvenstadium. Die Larven der Ameisen gehören dem Madentypus an, d. h. sie sind bein- und augenlos. Ihr Körper besteht meistens aus 12 Segmenten (außer dem Kopfabschnitt). Die Segmentierung ist aber nicht immer deutlich, häufig ist sie nur schwach ausgeprägt oder fehlt auch ganz (wenigstens im hinteren Abschnitt).

Die Form der Larven ist verschieden (Fig. 30 A bis E); meistens sind sie sackförmig, d. h. in der hinteren Hälfte erweitert und nach vorne zu in einen schmäleren Hals auslaufend, welcher ventralwärts gekrümmt ist. Es gibt aber auch annähernd zylindrische Larven (Ecitonen) oder tonnenförmige, welche in der Mitte am dicksten sind und nach beiden Enden gleichmäßig sich verjüngen (Sima, Pseudomyrma). Auch bezüglich der Stellung des

Kopfes bestehen nicht unwesentliche Differenzen bei den verschiedenen Arten: bei den einen ist der Kopf bauchwärts eingeschlagen (vgl. Fig. 30 D und E), so daß die Mundöffnung nach hinten gerichtet ist („hypognather Typus"), bei den anderen dagegen ragt der Kopf frei nach vorn vor („orthognath"). Ersteren Typus zeigen in extremer Form Sima und Pseudomyrma, weniger

Fig. 30 A.

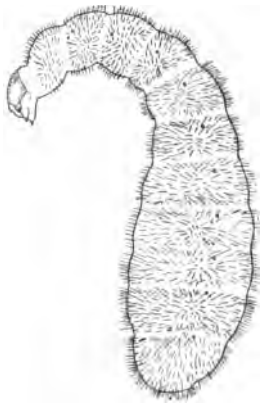


Fig. 30 B.

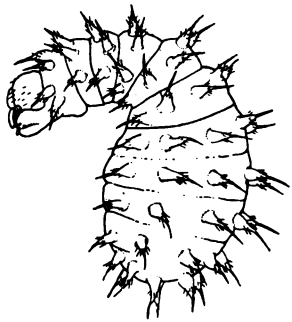


Fig. 30 E.

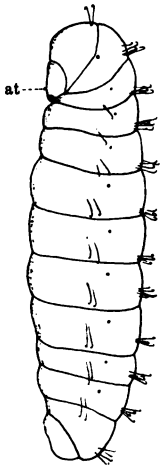


Fig. 30 C.

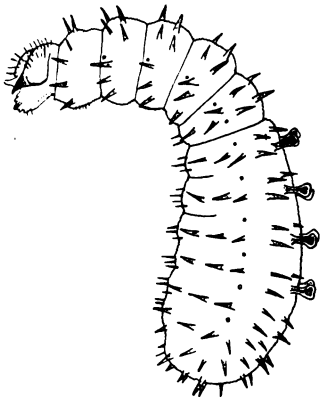
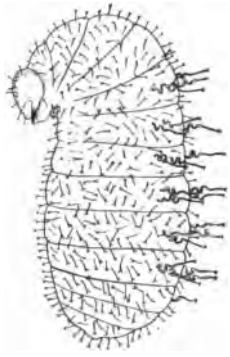


Fig. 30 D.



Verschiedene Ameisenlarven. A Larve von Stigmatomma pallidipes Rog.; B junge Larve von Odontomachus haematodes L.; C Larve von Ponera coarctata Ltr.; D Larve von Solenopsis geminata Fb.; E Larve von Sima natalensis, *at.* Antennenrudiment (A bis D nach Wheeler, E nach Emery).

ausgesprochen die meisten Myrmiciden; letzteren Typus finden wir bei den Ecitonen, bei Lasius, Formica usw.

Die Mundteile der Larven sind im allgemeinen nur schwach ausgebildet. Am besten sind sie noch bei den Ponerinen erhalten, bei denen sowohl die Mandibeln als die Maxillen kräftig chitinisiert sind und in scharfe Spitzen enden. Bei den übrigen Ameisenlarven sind gewöhnlich nur die Mandibeln stärker chitinisiert, während die Maxillen dünnhäutig bleiben und eine zum Kauen ungeeignete Form besitzen. Die Außenseite der Maxillen (wie auch

der Unterlippe) ist stets mit einigen stumpfen Chitinzähnen besetzt, welche zugleich ein Erkennungszeichen der betreffenden Mundteile darstellen.

Antennen fehlen meistens vollkommen, nur bei wenigen Larven (Sima, Pseudomyrma) sind winzige Fühlerrudimente festgestellt worden (s. Fig. 30 E).

Besondere Beachtung verdienen die Hautanhänge (Haare, Papillen usw.) der Larven, welche in großer Mannigfaltigkeit auftreten. Bei den Larven der Ponerinen finden wir auf der Oberfläche in regelmäßiger segmentaler Anordnung große Warzen oder Papillen, welche ihrerseits mit Stacheln, Borsten und kleinen Zähnchen besetzt sind (Fig. 30 B). Bei Ponera coarctata befinden sich außerdem noch vier Paar keulenförmiger klebriger Fortsätze auf dem Rücken (Fig. 30 C). Die Larven der höheren Ameisen besitzen keine Papillen, sind aber dafür mehr oder weniger dicht behaart. Die Haare können in verschiedener Form auftreten: wir finden da kurze steife, borstenförmige oder lange dünne, biegsame, einfache oder gespaltene, gefiederte oder baumartig verzweigte usw. Zwischen diese eingestreut stehen oft noch sehr lange, mehrfach S- oder C-förmig gekrümmte Haare, welche in einen doppelten (ankerförmigen) oder einfachen Haken endigen (s. Fig. 30 D und Fig. 32).

Fig. 31 A.

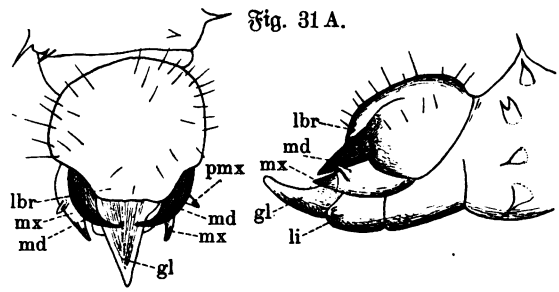
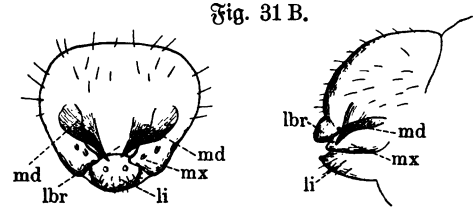
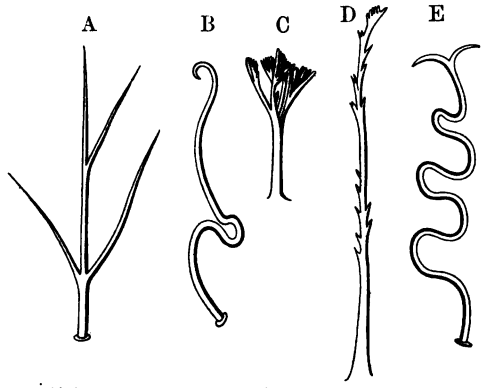


Fig. 31 B.



Kopf und Mundteile von Ameisenlarven (links Ansicht von vorn, rechts seitliche Ansicht). A von Diacamma geometricum (Ponerine); B von Camponotus vitreus, *gl.* Zunge, *lbr.* Labrum, *li.* Labium, *md.* Mandibeln, *mx.* Maxillen, *pmx.* seitliche Fortsätze der Maxillen. Nach Emery.

Fig. 32.



Verschiedene Formen von Hafthaaren. A verzweigtes Haar der Larve von Camponotus ligniperdus (nach Adlerz); B einhakiges Haar der Larve von Myrmica rubra (nach Janet); C und D baumartig verzweigte Haare von Anergates; E doppelhakiges Haar von Tetramorium (nach Adlerz).

Die biologische Bedeutung dieser mannigfaltigen Hautanhänge besteht teils in einer Schutz-, teils Haft- oder Klammerfunktion. Als Schutzorgan dienen wohl die Borstenpapillen der Ponerinen, ferner die kurzen, steifen,

einfachen oder verzweigten Haare, während die eigenartigen klebrigen Rückenpapillen von Ponera coarctata, sowie die langen, gekrümmten Hakenhaare sicherlich als Haftorgane funktionieren. Durch sie erhalten die Larven einmal einen festen Halt an ihrer Unterlage, speziell an schrägen oder vertikalen Wänden; und zweitens können damit eine Anzahl Larven zu einem Paket verbunden werden, was einen großen Vorteil für den Transport bedeutet. Die mehrfachen Krümmungen der Hakenhaare stellen nach Janet (1904) eine ausgezeichnete Anpassung an die Haftfunktion dar, indem dadurch eine bedeutende Elastizität erzielt und so die Zugwirkung auf die zarte Haut der Larven wesentlich abgeschwächt wird.

P. Huber u. a. haben behauptet, daß die überwinternden Larven ein dichteres Haarkleid besäßen als die Sommerlarven. Forel kann sich aber dieser Anschauung nicht anschließen; er vermutet vielmehr, daß das Haarkleid nur dichter erscheine, weil die Winterlarven infolge der schlechten Ernährung zusammengeschrumpft seien, — eine Erklärung, die sehr plausibel ist.

Nach dem bisher Gesagten sind also die Ameisenlarven hilflose Geschöpfe, die ganz und gar von den Arbeitern abhängig sind. Unfähig, sich fortzubewegen und selbst Nahrung zu suchen, müssen sie sich diese herbeibringen lassen. Die Ernährung der Larven ist eine der Hauptaufgaben der Arbeiter, die sie die meiste Zeit ihres Lebens beschäftigt hält. Denn es muß ein großes Quantum täglich herbeigeschafft werden, um Hunderte oder Tausende dieser gefräßigen Wesen zufriedenzustellen.

Die Nahrung wird meistens in flüssigem Zustande dargereicht, und zwar in der Weise, daß die Arbeiterin einen Tropfen Nahrungssaftes ausbricht und auf den Mund der Larve fallen läßt, so daß diese ihn nur aufzulecken braucht. Die Arbeiter wissen genau, welche Larven zu füttern sind, da die hungrigen durch Umherschlagen ihres freien Vorderendes sich wohl bemerkbar machen, während die gesättigten unbeweglich daliegen. Der Nahrungssaft stammt größtenteils aus dem Kropf, zum Teil aber sicher auch aus den Speicheldrüsen.

Manche Larven sind übrigens auch fähig, feste Nahrung zu verzehren. Bei den Ponerinen scheint dies sogar Regel zu sein, worauf schon die starke Entwickelung der Mundteile schließen läßt. Nach den Beobachtungen Wheelers (1900) legen die Arbeiter dieser niederen Ameisen feste Nahrungsstücke, wie kleine tote Insekten oder Stücke von größeren auf die flache, tellerförmige Bauchseite der Larven, von wo sie sich diese vermöge ihres langen, ventralwärts gebogenen Halses herholen, um sie zu verzehren. Auch Larven von höheren Ameisen sind in letzter Zeit mehrfach beim Verzehren fester Nahrung beobachtet worden; so sahen Janet (1904), v. Buttel, Wasmann und Jakob Huber des öfteren Lasius-, Tetramorium-, Tapinoma-, Formica und Atta-Larven an Eiern, toten Larven und Insektenstücken fressen. Jedenfalls ist aber diese Ernährungsweise nur bei orthognathen oder mäßig hypognathen Larven möglich, während die extrem hypognathen Larven (wie z. B. Sima) ausschließlich auf flüssige Nahrung angewiesen sein dürften.

Die Pflege der Larven besteht nicht nur in der Fütterung. Die Arbeiter haben ihre Pfleglinge außerdem rein zu halten, was sie durch häufiges Be-

lecken besorgen. Ferner müssen die Larven täglich mehrmals umgebettet werden, je nach der Temperatur und Feuchtigkeit, die in den verschiedenen Nesträumen herrscht.

Meistens sind die Larven nach ihrem Alter bzw. ihrer Größe in verschiedene Kammern eingeordnet. Diese Klassifikation der Brut resultiert, wie Janet (1904) ausführt, daraus, daß die einzelnen Stadien einer verschiedenen Temperatur und Feuchtigkeit bedürfen; so haben z. B. die Puppen große trockene Wärme, die Eier und jungen Larven dagegen weniger Wärme und mehr Feuchtigkeit nötig. Indem nun die Arbeiter diesen verschiedenen Bedingungen Rechnung tragen, verteilen sie unwillkürlich ihre Brut nach den Stadien in verschiedene Nestregionen, sofern letztere bezüglich der Temperatur- usw. Verhältnisse voneinander abweichen.

Die Dauer des Larvenstadiums kann zwischen wenigen Wochen und vielen Monaten schwanken. Die Formica-Arten entwickeln sich z. B. sehr rasch, die Lasius-Arten dagegen nur langsam. Sehr viel hängt natürlich davon ab, in welche Jahreszeit das Larvenstadium fällt. Kommen die Larven im Herbst aus, so überwintern sie gewöhnlich und verpuppen sich erst im nächsten Frühjahr oder Sommer; fällt dagegen das Larvenstadium in den Hochsommer, so ist seine Dauer stets viel kürzer. Bemerkenswert ist auch die Beobachtung von Miß Fielde (1901) an Stenamma fulvum, daß die Larven aus parthenogenetischen Eiern sich viel langsamer entwickeln als die Larven aus befruchteten Eiern: erstere brauchten etwa 200 Tage, letztere nur 20 bis 97.

Die Larven der Arbeiter und Weibchen sind keineswegs von vornherein verschieden, sondern es treten erst ziemlich spät Größendifferenzen und andere kleine Unterschiede auf, welche eine Bestimmung mit einiger Sicherheit ermöglichen. Wie im vorigen Kapitel dargelegt, geschieht ja die Differenzierung erst während der Metamorphose durch eine verschiedene Behandlung der Larven seitens der Arbeiter.

c) Puppenstadium. Die Puppen der Ameisen[1]) sind entweder nackt oder mit einem Kokon umgeben. Erstere finden sich bei den Ecitonen, Dolichoderinen und Myrmicinen, letztere bei den Ponerinen, Formicinen und vielen Dorylinen. Jedoch gilt dies keineswegs als strikte Regel. Denn bei den Formicinen finden sich manche Formen, welche niemals einen Kokon spinnen, wie z. B. Colobopsis, Bothriomyrmex usw; und andererseits kommt es auch gar nicht so selten vor, daß dieselben Arten, welche für gewöhnlich Kokons spinnen, mitunter nackte Puppen besitzen. Letzteres ist bis jetzt bei einer ganzen Anzahl Formica-Arten festgestellt (fusca, rufibarbis, cinerea, sanguinea), ferner bei Polyergus rufescens und mehreren Lasius-Arten (vgl. P. Huber, Forel, Mayr, Janet [1904]). Die beiden Puppentypen können sich dann entweder im gleichen Nest gemischt finden oder aber auf verschiedene Nester verteilt sein. Forel beobachtete, daß die nackten Puppen besonders im Spätherbst auftreten, während die Sommerpuppen regelmäßig Kokons spinnen. Die Gründe, aus denen diese Ameisen einmal Kokons spinnen, das andere

[1]) Im Volke gewöhnlich als „Ameiseneier" bezeichnet.

Mal es unterlassen, sind uns gänzlich unbekannt. Vielleicht bringt hier das Experiment Aufschluß.

Beim Kokonspinnen sind die Arbeiter den Larven behilflich, indem sie dieselben mit Detritus, Sandkörnchen usw. umgeben oder sie in Erdgewölbe einbetten, um ihnen feste Anhaltspunkte für die Gespinstfäden zu geben. Haben die Larven das Gespinst fertig gestellt, so werden sie wieder ausgegraben, von den anhaftenden Sandpartikelchen usw. aufs sorgfältigste gereinigt, bis die Oberfläche der Kokons vollkommen sauber und glatt ist, und dann zu einem Haufen zusammengeschleppt. Die Farbe und Struktur des Gespinstes ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden: es gibt weißliche, gelbliche, braune und braunschwarze Kokons, ebenso grob- und feinskulptierte, und man kann danach vielfach mit Sicherheit die betreffende Ameisenspezies bestimmen. Am hinteren Ende des Kokons findet sich gewöhnlich ein schwarzer Fleck, welcher durch die letzten Larvenexkremente gebildet wird.

Mehr noch als zum Anfertigen des Kokons ist die Mithilfe der Arbeiter beim Ausschlüpfen der Imagines nötig. Denn letztere sind in den weitaus meisten Fällen nicht imstande, selbständig den Kokon zu durchbrechen. Wird daher das Gespinst nicht von außen geöffnet, so gehen die Puppen zugrunde. Nur die Ponerinen scheinen eine Ausnahme davon zu machen. Forel beobachtete nämlich in Nordamerika, daß die Kokons von Ponera coarctata stets in verlassenen Nestwinkeln aufgestapelt und von den Arbeitern gänzlich ignoriert werden, woraus er schloß, daß die Jungen ohne Hilfe aus dem Kokon schlüpfen könnten. Diese Vermutung ist bald darauf durch Wheeler bei einer anderen Ponerine bestätigt worden, indem er den Vorgang des Ausschlüpfens bei Stigmatomma direkt beobachtete: die jungen Imagines bissen selbst ein Loch in den Kokon (die Weibchen ein viel größeres als die Männchen) und verließen darauf selbständig ihr Gefängnis. Die Ponerinen schlüpfen demgemäß gewöhnlich auch in einem viel reiferen Zustande als die höheren Ameisen aus, bei welchen die frischen Imagines oft noch ganz weich und selbständiger Bewegung noch kaum fähig sind.

Auch bei der Entfernung der eigentlichen Puppenhaut (welche ja bei den nackten Puppen die einzige Umhüllung ist) stehen die Arbeiter den Jungen hilfreich zur Seite. Doch ist hier ihr Beistand nicht immer unbedingt nötig; denn Forel hat experimentell nachgewiesen, daß wenigstens die Arbeiternymphen sich allein, ohne fremde Hilfe der Puppenhaut entledigen können. Die ungeschickten Männchen allerdings scheinen dies nicht zu vermögen; es bleiben bei ihnen, wenn sie sich selbst überlassen werden, an den Flügeln wie am Hinterleib stets größere oder kleinere Stücke der alten Haut hängen, welche ihnen natürlich sehr hinderlich sind und sogar ihren Untergang herbeiführen können.

Die Dauer des Puppenstadiums dürfte ungefähr dem des Eistadiums gleichkommen und ist gewöhnlich bedeutend kürzer als das Larvenstadium, wenn anders es nicht gerade in die kalte Jahreszeit fällt; Janet gibt für Myrmica rubra 18 bis 22 Tage an.

Die Zeit des Kokonöffnens ist übrigens nicht genau fixiert, sondern die Arbeiter verfahren dabei ziemlich willkürlich. Die Imagines werden daher

auch in ganz verschiedenen Entwickelungsstadien aus ihren Umhüllungen herausgezogen: oft sind sie noch ganz weich und weiß, oft sind sie schon etwas erhärtet und mehr oder weniger ausgefärbt. Daraus geht hervor, daß die Arbeiter nicht etwa auf ein von den Insassen gegebenes Zeichen hin die Kokons öffnen, sondern daß sie selbst wohl ein ungefähres Empfinden für die Zeitdauer besitzen.

Diejenigen Imagines, welche in einem noch sehr unreifen Zustande aus der Puppenhülle gezogen werden, bedürfen natürlich noch eine Zeitlang der Pflege. Die Arbeiter beschäftigen sich denn auch noch intensiv mit den hilflosen Geschöpfen, belecken sie eifrig, tragen sie herum usw. bis die Jungen erhärtet und eines selbständigen Lebens fähig sind.

Die Brutpflege erstreckt sich also über die ganze postembryonale Entwickelung von dem Moment, da das Ei austritt, bis zum Werden des vollendeten Insektes.

Literatur.

Blochmann, F., Über die Gründung neuer Nester bei Camponotus ligniperdus Latr. und anderen einheimischen Ameisen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 41, 719 bis 727.

Buttel-Reepen, H. v., Soziologisches und Biologisches vom Ameisen- und Bienenstaat. Wie entsteht eine Ameisenkolonie? In: Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 2, 1 bis 16, 1905.

Ebrard, Nouvelles observations sur les Fourmis. Biblioth. univers. Genève 1861.

Emery, C., Die Gattung Dorylus. In: Zool. Jahrb., System. 8, 685 ff., 1895.

Emery, C., Intorno alle Larve di alcune Formiche. In: Mem. della Accad. delle Scienze dell Istituto di Bologna. Ser. V, 8, 1—10, 1899. 2 Tafeln.

Emery, C., Studi sul Polimorfismo e la Metamorfosi nel Genere „*Dorylus*". In: l. c., Ser. V, 9, 3—21, 1901. 2 Tafeln.

Emery, C., Sur l'origine des fourmilières. In: Compt. rend. 6me Congrès internat. Zoolog. Berne 1904.

Ernst, Chr., Einige Beobachtungen an künstlichen Ameisennestern. In: Biol. Zentralbl. 25, 47 bis 51, 1905.

Fielde, Adele M., A Study of an Ant *(Stenamma fulvum piceum)*. In: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901, p. 425—449.

Forel, A., Fourmis de la Suisse. 1874, p. 388—420.

Forel, A., Quatre notices myrmécologiques. In: Annal. Soc. Ent. Belgique 46, 180—182, 1902.

Göldi, E. A., Die erste Anlage einer neuen Kolonie von Atta cephalotes. In: Bull. d. VI. Intern. Zool. Kongresses. Bern 1904, Nr. 4, S. 8.

Huber, Jakob, Über die Koloniegründung bei Atta sexdens. In: Biol. Zentralbl. 25, 1905.

Huber, P., Fourmis indigènes. Genève 1810, p. 63—126.

Ihering, Herm. v., Die Anlage neuer Kolonien und Pilzgärten bei Atta sexdens. In: Zool. Anz. 21, 238 bis 245, 1898.

Janet, Ch., Études sur les fourmis, les guêpes, et les abeilles. Note 13. Limoges 1897, p. 1—62.

Janet, Ch., Observations sur les fourmis. No. 24, p. 31—45. Limoges 1904.

Lepeletier St. Fargeau, Hist. nat. des hymenopteres 1, 144.

Lubbock, John, Ameisen, Bienen, Wespen. 2. Kapitel, S. 25 bis 41. Leipzig 1883.

Mayr, Guſtav, Formicina austriaca 1863.

McCook, How a Carpenter Ant Queen founds a Formicary. In: Proc. Acad. Nat. Sciences 3, 303 ff. Philadelphia 1883.

Müller, W., Beobachtungen an Wanderameiſen. In: Kosmos 1, 81 bis 93, 1886.

Pérez, Ch., Contribution à l'etude des metamorphoses (chez la Formica rufa). Lille 1902.

Reichenbach, H., Über Parthenogeneſe bei Ameiſen und andere Beobachtungen an Ameiſenkolonien in künſtlichen Neſtern. In: Biol. Zentralbl. 1902, S. 461—465.

Viehmeyer, H., Experimente zu Wasmanns Lomechusa-Pſeudogynentheorie und andere biologiſche Beobachtungen an Ameiſen. In: Allg. Zeitſchr. f. Entom. 9, 334 bis 344, 1904.

Wasmann, E., Parthenogeneſis bei Ameiſen durch künſtliche Temperaturverhältniſſe. In: Biol. Zentralbl. 11, 21 bis 23, 1891.

Wasmann, E., Neues über die zuſammengeſetzten Neſter und gemiſchten Kolonien der Ameiſen. In: Allgemeine Zeitſchr. f. Entom. 6 u. 7 (1901 u. 1902).

Wasmann, E., Zur Brutpflege der blutroten Raubameiſe (Formica sanguinea L.). In: Inſektenbörſe 20 (1903).

Wasmann, E., Urſprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameiſen. In: Biol. Zentralbl. 25, Nr. 4 u. 9, 1905.

Wheeler, W. M., The Female of *Eciton Sumichastri* etc. In: Amer. Nat. 34, 563—574, 1900.

Wheeler, W. M., A Study of some Texan Ponerinae. In: Biol. Bull. 2, 1—31, 1900. 10 Figuren.

Wheeler, W. M., The habits of *Ponera* and *Stigmatomma*. In: l. c., p. 43—69.

Wheeler, W. M., Some notes on the habits of *Cerapachys Augustae*. In: Psyche 1903, p. 205—210.

Wheeler, W. M., A new Type of Social Parasitisme among Ants. In: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 20, 347—375, 1904.

Yung, Em., Combien y-a-t-il de fourmis dans une fourmilière? In: Revue Scient. 14 (4), 269—272, 1900. (Referat in: Allgem. Zeitſchr. f. Entom. 6, 110, 1901.)

Viertes Kapitel.

Nestbau.

Während die Nester der Bienen und Wespen eine große Einförmigkeit besitzen, zeichnen sich die Ameisennester gerade durch das Gegenteil aus. Eine größere Mannigfaltigkeit wie hier läßt sich kaum denken. Nicht nur bezüglich der Form weichen die einzelnen Nester voneinander ab, sondern auch das Material, aus dem sie hergestellt werden, die Konstruktion, die innere Einrichtung, die Örtlichkeit, wo sie errichtet werden, ist bei den einzelnen Arten grundverschieden.

Aber nicht nur das, auch ein und dieselbe Art baut je nach den äußeren Umständen anders: „die gleiche Art wird z. B. in den Alpen unter Steinen, die ihre Sonnenstrahlen auffangen, im Walde in warmen morschen Strünken, in einer fetten Wiese in erhabenen kegelförmigen Erdbauten wohnen“ (Forel). Die Anpassungsfähigkeit der Ameisen in dieser Beziehung ist oft geradezu erstaunlich. So berichtet von Jhering die interessante Tatsache, daß Camponotus rufipes, welcher in den hoch gelegenen Gegenden von Rio Grande auf der Erde in alten Baumstrünken usw. nistet, im Überschwemmungsgebiet meistens hoch oben auf Bäumen sein Nest errichtet. Viele andere Ameisen verhalten sich ebenso. Wir kennen auch Fälle, in welchen Ameisen auf künstlich gesetzte, tief einschneidende Veränderungen ihrer Lebensbedingungen prompt antworteten mit einer entsprechenden Modifikation ihres Nestbaues. Forel hat eine Kolonie von Myrmecocystus altisquamis von Algier in die Schweiz versetzt, wo sie sich zunächst ein Nest wie daheim bauten. Bald zeigte es sich aber, daß sie in der neuen Heimat mit anderen Feinden zu rechnen hatten wie in Algier, indem sie besonders unter den Angriffen von Lasius niger und Tetramorium caespitum schwer zu leiden hatten. Diesen neuen Umständen suchten sie nun dadurch Rechnung zu tragen, daß sie die (in Algier normalerweise) sehr große Nestöffnung verkleinerten und schließlich fast ganz mit Erde verstopften. Mehr kann man wahrlich nicht von der Plastizität des Ameisengehirns verlangen! Es gibt kaum ein anderes Moment aus der Ameisenbiologie, welches die Anschauung vom Reflexautomatismus der Ameisen so schlagend ad absurdum zu führen geeignet ist, als eben die große Variabilität bzw. Anpassungsfähigkeit im Nestbau.

Nicht immer entspricht ein Nest einem einzigen Staat, sondern es kommen auch Fälle vor, in denen ein Staat sich über eine große Anzahl

von Nestern erstreckt (s. oben, Kap. III, 2c). Diese Zweigniederlassungen stehen dann sowohl untereinander, als mit dem Stammnest durch Wege in Verbindung, und es findet auch unter den Einwohnern dieser Nester ein steter reger freundschaftlicher Verkehr statt. Solche „polydome" Staaten finden sich am häufigsten bei den Wald- und Raubameisen (Formica rufa, exsecta, exsectoides, sanguinea usw.), dann auch bei verschiedenen baumbewohnenden Ameisen, wie z. B. Colobopsis, Dolichoderus, Pseudomyrma. Die Ursache für die Anlage von Zweigniederlassungen ist wohl meistens in einer Überbevölkerung zu suchen. Eine solche tritt bei den Baumbewohnern viel eher ein als bei den Waldameisen, da dem Neste in dem engen Hohlraume eines Zweiges nicht viel Platz zur Vergrößerung geboten ist. Die Waldameisen dagegen, die frei bauen, werden durch keine äußeren Grenzen gehindert und können also ihr Nest, dem Anwachsen der Bevölkerung entsprechend, bis zu einem gewissen Grade ausbauen und vergrößern. Jedoch sind auch ihnen Grenzen gezogen; die Haufen können nicht ad infinitum vergrößert und erhöht werden, ohne im Nest die Luftzirkulation, Temperatur usw. wesentlich zu beeinträchtigen. Deshalb und vielleicht auch noch aus anderen Gründen (Nahrungsmangel) finden wir eine bestimmte Größe der Ameisenhaufen niemals überschritten. Ist diese Maximalgröße, die übrigens je nach der Ameisenart und nach der Lokalität eine verschiedene sein kann, erreicht, und findet dann noch ein weiteres Anwachsen des Volkes statt, so bleibt den Bewohnern nichts anderes übrig, als einen Teil der Bevölkerung in Zweigniederlassungen unterzubringen.

Wie wir hier ein einziges Volk über mehrere Nester verteilt sahen, so kommt andererseits auch das umgekehrte Verhältnis vor, d. h., daß mehrere Völker in einem Neste beisammen wohnen („Parabiosis"), oder daß wenigstens zwei oder mehrere Nester nebeneinander oder sogar vollkommen ineinander gebaut sind („zusammengesetzte Nester" s. Kap. VII).

Die Mannigfaltigkeit der Nester kann noch eine weitere Komplikation erfahren, nämlich dadurch, daß die Nester mehrmals ihre Bewohner wechseln können. Nehmen wir z. B. folgenden Fall: Lasius flavus wird aus seinem Nest vertrieben von Formica pratensis, welche sich in dem geraubten Nest niederläßt. Nach einiger Zeit aber verläßt die Formica dasselbe wieder und es wird nun nochmals von einer anderen Ameise, etwa Tetramorium caespitum bezogen. Die Formica sowohl als auch das Tetramorium wird mehr oder weniger durchgreifende Veränderungen an dem Bau vornehmen, erstere wird die Gänge und Kammern erweitern, letztere dagegen wird sie um das Doppelte zu verengen suchen usw., und so kann das ursprüngliche Nest derart umgestaltet werden, daß der ursprüngliche Erbauer desselben (in unserem Falle Lasius flavus) daraus gar nicht mehr erkannt werden kann.

Solche Fälle von Nestwechsel sind gar nicht selten, wie Forel, Wasmann u. a. berichten. Es kommt auch vor, daß die verlassenen Nester später gelegentlich wieder von ihren ersten Erbauern bezogen werden, nachdem sie eine Zeitlang leer gestanden oder von anderen Ameisen bewohnt waren (Wasmann).

Wir kennen auch einen periodischen Nestwechsel. So stellte Wasmann fest, daß Formica sanguinea häufig ein besonderes Winter- und Frühjahrsnest besitzt: ersteres ist im Gebüsch unter den Wurzeln von Bäumen oder Strünken gelegen und bietet einen tiefen warmen Schlupfwinkel für die kalte Jahreszeit, letzteres dagegen liegt meist frei am Rande des Gebüsches.

Im März und April findet der Umzug vom Winter- in das Frühlingsnest statt, und im September in umgekehrter Richtung. „Ist aber der Hochsommer sehr heiß, so beziehen die betreffenden Kolonien ihr Winterquartier schon während der Hundstage: das Winternest wird dann zugleich Hochsommernest." Die Lage des Winternestes im Gebüsch oder an den Wurzeln schattenspendender Bäume ist ebensogut zum Schutz gegen Kälte wie gegen die austrocknende Sommerhitze geeignet.

Dieser streng periodische Nestwechsel ist aber keineswegs eine allgemeine oder sehr verbreitete Erscheinung, sondern dürfte wohl nur bei gewissen Ameisen und unter besonderen Bedingungen vorkommen. Für gewöhnlich besitzen die Ameisen keine getrennten „Saisonnester", sondern sie suchen ihre Nester den jeweilig herrschenden Temperatur- und anderen Bedingungen durch entsprechende Änderung der Form usw. anzupassen. So werden z. B. die Kuppeln bei steigender Temperatur und Trockenheit niedriger und flacher, bei kühlerer Temperatur und größerer Feuchtigkeit höher und gewölbter. „Die erstere Bauart hat den Zweck, die Verdunstung der Feuchtigkeit möglichst zu beschränken und den heißen Sonnenstrahlen eine möglichst geringe Fläche zu bieten; je höher und gewölbter dagegen der Haufen gebaut wird, desto leichter läuft das Regenwasser ab und desto größer ist auch die Verdunstungsoberfläche wie die Heizoberfläche" (Wasmann 1900).

Die Mannigfaltigkeit der Ameisennester findet also schier kein Ende. Sie beruht, wie wir hier ausgeführt, auf verschiedenen Momenten, vor allem auf folgenden vier:

1. Auf der verschiedenen Lebensweise bzw. dem verschiedenen Bauinstinkt der einzelnen Arten, woraus der jeder Art charakteristische Baustil resultiert.

2. Auf der großen Plastizität des Bautriebes, welche die Ameisen in den Stand setzt, durch entsprechende Modifikation des ursprünglichen Baustiles (und eventuell Verwendung jedes anderen Materials) alle Umstände und Zufälligkeiten zur möglichsten Raum- und Zeitersparnis, zur möglichsten Bequemlichkeit und Sicherheit auszunutzen. Dadurch können atypische Nestformen entstehen.

3. Auf der Erscheinung des „Nestwechsels" und der „gemischten Kolonien", wodurch der Baustil eines Nestes ein unreiner, d. h. ein aus dem Baustil mehrerer Arten gemischter werden kann.

4. Auf der Fähigkeit der Ameisen, die Temperatur und den Feuchtigkeitsgrad im Nest durch entsprechende Änderung der Nestform zu regulieren. Dadurch entstehen die verschiedenen Saisonformen der Nester.

* * *

einfachen oder verzweigten Haare, während die eigenartigen klebrigen Rückenpapillen von Ponera coarctata, sowie die langen, gekrümmten Hakenhaare sicherlich als Haftorgane funktionieren. Durch sie erhalten die Larven einmal einen festen Halt an ihrer Unterlage, speziell an schrägen oder vertikalen Wänden; und zweitens können damit eine Anzahl Larven zu einem Paket verbunden werden, was einen großen Vorteil für den Transport bedeutet. Die mehrfachen Krümmungen der Hakenhaare stellen nach Janet (1904) eine ausgezeichnete Anpassung an die Haftfunktion dar, indem dadurch eine bedeutende Elastizität erzielt und so die Zugwirkung auf die zarte Haut der Larven wesentlich abgeschwächt wird.

P. Huber u. a. haben behauptet, daß die überwinternden Larven ein dichteres Haarkleid besäßen als die Sommerlarven. Forel kann sich aber dieser Anschauung nicht anschließen; er vermutet vielmehr, daß das Haarkleid nur dichter erscheine, weil die Winterlarven infolge der schlechten Ernährung zusammengeschrumpft seien, — eine Erklärung, die sehr plausibel ist.

Nach dem bisher Gesagten sind also die Ameisenlarven hilflose Geschöpfe, die ganz und gar von den Arbeitern abhängig sind. Unfähig, sich fortzubewegen und selbst Nahrung zu suchen, müssen sie sich diese herbeibringen lassen. Die Ernährung der Larven ist eine der Hauptaufgaben der Arbeiter, die sie die meiste Zeit ihres Lebens beschäftigt hält. Denn es muß ein großes Quantum täglich herbeigeschafft werden, um Hunderte oder Tausende dieser gefräßigen Wesen zufriedenzustellen.

Die Nahrung wird meistens in flüssigem Zustande dargereicht, und zwar in der Weise, daß die Arbeiterin einen Tropfen Nahrungssaftes ausbricht und auf den Mund der Larve fallen läßt, so daß diese ihn nur aufzulecken braucht. Die Arbeiter wissen genau, welche Larven zu füttern sind, da die hungrigen durch Umherschlagen ihres freien Vorderendes sich wohl bemerkbar machen, während die gesättigten unbeweglich daliegen. Der Nahrungssaft stammt größtenteils aus dem Kropf, zum Teil aber sicher auch aus den Speicheldrüsen.

Manche Larven sind übrigens auch fähig, feste Nahrung zu verzehren. Bei den Ponerinen scheint dies sogar Regel zu sein, worauf schon die starke Entwickelung der Mundteile schließen läßt. Nach den Beobachtungen Wheelers (1900) legen die Arbeiter dieser niederen Ameisen feste Nahrungsstücke, wie kleine tote Insekten oder Stücke von größeren auf die flache, tellerförmige Bauchseite der Larven, von wo sie sich diese vermöge ihres langen, ventralwärts gebogenen Halses herholen, um sie zu verzehren. Auch Larven von höheren Ameisen sind in letzter Zeit mehrfach beim Verzehren fester Nahrung beobachtet worden; so sahen Janet (1904), v. Buttel, Wasmann und Jakob Huber des öfteren Lasius-, Tetramorium-, Tapinoma-, Formica und Atta-Larven an Eiern, toten Larven und Insektenstücken fressen. Jedenfalls ist aber diese Ernährungsweise nur bei orthognathen oder mäßig hypognathen Larven möglich, während die extrem hypognathen Larven (wie z. B. Sima) ausschließlich auf flüssige Nahrung angewiesen sein dürften.

Die Pflege der Larven besteht nicht nur in der Fütterung. Die Arbeiter haben ihre Pfleglinge außerdem rein zu halten, was sie durch häufiges Be-

lecken besorgen. Ferner müssen die Larven täglich mehrmals umgebettet werden, je nach der Temperatur und Feuchtigkeit, die in den verschiedenen Nesträumen herrscht.

Meistens sind die Larven nach ihrem Alter bzw. ihrer Größe in verschiedene Kammern eingeordnet. Diese Klassifikation der Brut resultiert, wie Janet (1904) ausführt, daraus, daß die einzelnen Stadien einer verschiedenen Temperatur und Feuchtigkeit bedürfen; so haben z. B. die Puppen große trockene Wärme, die Eier und jungen Larven dagegen weniger Wärme und mehr Feuchtigkeit nötig. Indem nun die Arbeiter diesen verschiedenen Bedingungen Rechnung tragen, verteilen sie unwillkürlich ihre Brut nach den Stadien in verschiedene Nestregionen, sofern letztere bezüglich der Temperatur- usw. Verhältnisse voneinander abweichen.

Die Dauer des Larvenstadiums kann zwischen wenigen Wochen und vielen Monaten schwanken. Die Formica-Arten entwickeln sich z. B. sehr rasch, die Lasius-Arten dagegen nur langsam. Sehr viel hängt natürlich davon ab, in welche Jahreszeit das Larvenstadium fällt. Kommen die Larven im Herbst aus, so überwintern sie gewöhnlich und verpuppen sich erst im nächsten Frühjahr oder Sommer; fällt dagegen das Larvenstadium in den Hochsommer, so ist seine Dauer stets viel kürzer. Bemerkenswert ist auch die Beobachtung von Miß Fielde (1901) an Stenamma fulvum, daß die Larven aus parthenogenetischen Eiern sich viel langsamer entwickeln als die Larven aus befruchteten Eiern: erstere brauchten etwa 200 Tage, letztere nur 20 bis 97.

Die Larven der Arbeiter und Weibchen sind keineswegs von vornherein verschieden, sondern es treten erst ziemlich spät Größendifferenzen und andere kleine Unterschiede auf, welche eine Bestimmung mit einiger Sicherheit ermöglichen. Wie im vorigen Kapitel dargelegt, geschieht ja die Differenzierung erst während der Metamorphose durch eine verschiedene Behandlung der Larven seitens der Arbeiter.

c) Puppenstadium. Die Puppen der Ameisen[1]) sind entweder nackt oder mit einem Kokon umgeben. Erstere finden sich bei den Ecitonen, Dolichoderinen und Myrmicinen, letztere bei den Ponerinen, Formicinen und vielen Dorylinen. Jedoch gilt dies keineswegs als strikte Regel. Denn bei den Formicinen finden sich manche Formen, welche niemals einen Kokon spinnen, wie z. B. Colobopsis, Bothriomyrmex usw; und andererseits kommt es auch gar nicht so selten vor, daß dieselben Arten, welche für gewöhnlich Kokons spinnen, mitunter nackte Puppen besitzen. Letzteres ist bis jetzt bei einer ganzen Anzahl Formica-Arten festgestellt (fusca, rufibarbis, cinerea, sanguinea), ferner bei Polyergus rufescens und mehreren Lasius-Arten (vgl. P. Huber, Forel, Mayr, Janet [1904]). Die beiden Puppentypen können sich dann entweder im gleichen Nest gemischt finden oder aber auf verschiedene Nester verteilt sein. Forel beobachtete, daß die nackten Puppen besonders im Spätherbst auftreten, während die Sommerpuppen regelmäßig Kokons spinnen. Die Gründe, aus denen diese Ameisen einmal Kokons spinnen, das andere

[1]) Im Volke gewöhnlich als „Ameiseneier" bezeichnet.

Mal es unterlassen, sind uns gänzlich unbekannt. Vielleicht bringt hier das Experiment Aufschluß.

Beim Kokonspinnen sind die Arbeiter den Larven behilflich, indem sie dieselben mit Detritus, Sandkörnchen usw. umgeben oder sie in Erdgewölbe einbetten, um ihnen feste Anhaltspunkte für die Gespinstfäden zu geben. Haben die Larven das Gespinst fertig gestellt, so werden sie wieder ausgegraben, von den anhaftenden Sandpartikelchen usw. aufs sorgfältigste gereinigt, bis die Oberfläche der Kokons vollkommen sauber und glatt ist, und dann zu einem Haufen zusammengeschleppt. Die Farbe und Struktur des Gespinstes ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden: es gibt weißliche, gelbliche, braune und braunschwarze Kokons, ebenso grob- und feinskulptierte, und man kann danach vielfach mit Sicherheit die betreffende Ameisenspezies bestimmen. Am hinteren Ende des Kokons findet sich gewöhnlich ein schwarzer Fleck, welcher durch die letzten Larvenexkremente gebildet wird.

Mehr noch als zum Anfertigen des Kokons ist die Mithilfe der Arbeiter beim Ausschlüpfen der Imagines nötig. Denn letztere sind in den weitaus meisten Fällen nicht imstande, selbständig den Kokon zu durchbrechen. Wird daher das Gespinst nicht von außen geöffnet, so gehen die Puppen zugrunde. Nur die Ponerinen scheinen eine Ausnahme davon zu machen. Forel beobachtete nämlich in Nordamerika, daß die Kokons von Ponera coarctata stets in verlassenen Nestwinkeln aufgestapelt und von den Arbeitern gänzlich ignoriert werden, woraus er schloß, daß die Jungen ohne Hilfe aus dem Kokon schlüpfen könnten. Diese Vermutung ist bald darauf durch Wheeler bei einer anderen Ponerine bestätigt worden, indem er den Vorgang des Ausschlüpfens bei Stigmatomma direkt beobachtete: die jungen Imagines bissen selbst ein Loch in den Kokon (die Weibchen ein viel größeres als die Männchen) und verließen darauf selbständig ihr Gefängnis. Die Ponerinen schlüpfen demgemäß gewöhnlich auch in einem viel reiferen Zustande als die höheren Ameisen aus, bei welchen die frischen Imagines oft noch ganz weich und selbständiger Bewegung noch kaum fähig sind.

Auch bei der Entfernung der eigentlichen Puppenhaut (welche ja bei den nackten Puppen die einzige Umhüllung ist) stehen die Arbeiter den Jungen hilfreich zur Seite. Doch ist hier ihr Beistand nicht immer unbedingt nötig; denn Forel hat experimentell nachgewiesen, daß wenigstens die Arbeiternymphen sich allein, ohne fremde Hilfe der Puppenhaut entledigen können. Die ungeschickten Männchen allerdings scheinen dies nicht zu vermögen; es bleiben bei ihnen, wenn sie sich selbst überlassen werden, an den Flügeln wie am Hinterleib stets größere oder kleinere Stücke der alten Haut hängen, welche ihnen natürlich sehr hinderlich sind und sogar ihren Untergang herbeiführen können.

Die Dauer des Puppenstadiums dürfte ungefähr dem des Eistadiums gleichkommen und ist gewöhnlich bedeutend kürzer als das Larvenstadium, wenn anders es nicht gerade in die kalte Jahreszeit fällt; Janet gibt für Myrmica rubra 18 bis 22 Tage an.

Die Zeit des Kokonöffnens ist übrigens nicht genau fixiert, sondern die Arbeiter verfahren dabei ziemlich willkürlich. Die Imagines werden daher

auch in ganz verschiedenen Entwickelungsstadien aus ihren Umhüllungen herausgezogen: oft sind sie noch ganz weich und weiß, oft sind sie schon etwas erhärtet und mehr oder weniger ausgefärbt. Daraus geht hervor, daß die Arbeiter nicht etwa auf ein von den Insassen gegebenes Zeichen hin die Kokons öffnen, sondern daß sie selbst wohl ein ungefähres Empfinden für die Zeitdauer besitzen.

Diejenigen Imagines, welche in einem noch sehr unreifen Zustande aus der Puppenhülle gezogen werden, bedürfen natürlich noch eine Zeitlang der Pflege. Die Arbeiter beschäftigen sich denn auch noch intensiv mit den hilflosen Geschöpfen, belecken sie eifrig, tragen sie herum usw. bis die Jungen erhärtet und eines selbständigen Lebens fähig sind.

Die Brutpflege erstreckt sich also über die ganze postembryonale Entwickelung von dem Moment, da das Ei austritt, bis zum Werden des vollendeten Insektes.

Literatur.

Blochmann, F., Über die Gründung neuer Nester bei Camponotus ligniperdus Latr. und anderen einheimischen Ameisen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 41, 719 bis 727.

Buttel-Reepen, H. v., Soziologisches und Biologisches vom Ameisen- und Bienenstaat. Wie entsteht eine Ameisenkolonie? In: Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie 2, 1 bis 16, 1905.

Ebrard, Nouvelles observations sur les Fourmis. Biblioth. univers. Genève 1861.

Emery, C., Die Gattung Dorylus. In: Zool. Jahrb., System. 8, 685 ff., 1895.

Emery, C., Intorno alle Larve di alcune Formiche. In: Mem. della Accad. delle Scienze dell Istituto di Bologna. Ser. V, 8, 1—10, 1899. 2 Tafeln.

Emery, C., Studi sul Polimorfismo e la Metamorfosi nel Genere „*Dorylus*". In: l. c., Ser. V, 9, 3—21, 1901. 2 Tafeln.

Emery, C., Sur l'origine des fourmilières. In: Compt. rend. 6me Congrès internat. Zoolog. Berne 1904.

Ernst, Chr., Einige Beobachtungen an künstlichen Ameisennestern. In: Biol. Zentralbl. 25, 47 bis 51, 1905.

Fielde, Adele M., A Study of an Ant *(Stenamma fulvum piceum)*. In: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901, p. 425—449.

Forel, A., Fourmis de la Suisse. 1874, p. 388—420.

Forel, A., Quatre notices myrmécologiques. In: Annal. Soc. Ent. Belgique 46, 180—182, 1902.

Göldi, E. A., Die erste Anlage einer neuen Kolonie von Atta cephalotes. In: Bull. d. VI. Intern. Zool. Kongresses. Bern 1904, Nr. 4, S. 8.

Huber, Jakob, Über die Koloniegründung bei Atta sexdens. In: Biol. Zentralbl. 25, 1905.

Huber, P., Fourmis indigènes. Genève 1810, p. 63—126.

Ihering, Herm. v., Die Anlage neuer Kolonien und Pilzgärten bei Atta sexdens. In: Zool. Anz. 21, 238 bis 245, 1898.

Janet, Ch., Études sur les fourmis, les guêpes, et les abeilles. Note 13. Limoges 1897, p. 1—62.

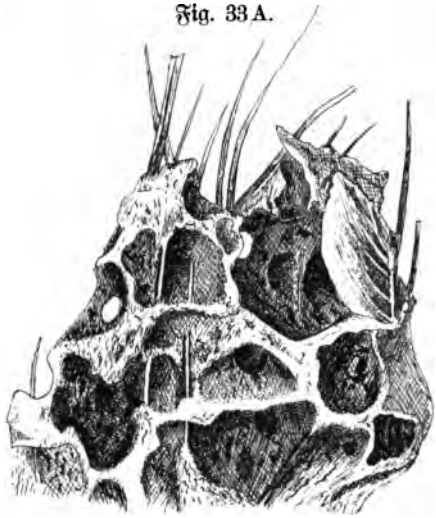
Janet, Ch., Observations sur les fourmis. No. 24, p. 31—45. Limoges 1904.

Lepeletier St. Fargeau, Hist. nat. des hymenopteres 1, 144.

Lubbock, John, Ameisen, Bienen, Wespen. 2. Kapitel, S. 25 bis 41. Leipzig 1883.

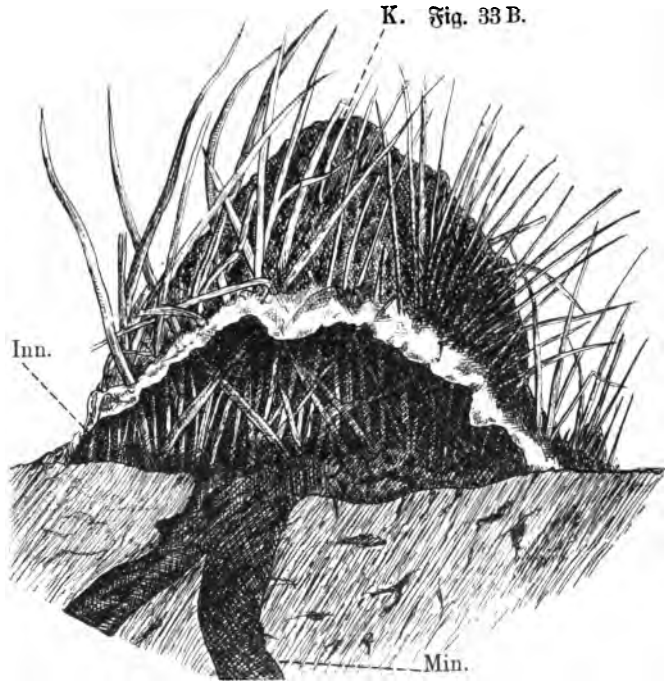
lediglich die Grashalme, um welche das Gewölbe gebaut iſt (Fig. 33 B). Dieſe einfachen Erdkuppeln, die am beſten mit einem Zelt zu vergleichen ſind, ſind auch lange nicht ſo beſtändig wie die obigen Bauten von Lasius uſw. und beſtehen nur in der Zeit, in der das Gras wächſt; nach der Heuernte verſchwinden ſie wieder vollkommen.

Fig. 33 A.



Wir haben oben ſchon angedeutet, daß die Erdoberbauten demſelben Zwecke wie die Steine dienen; alſo vor allem zur Wärmebeſchaffung für die Brut. „Das Gras wächſt im Mai und mit ihm die Ameiſenkuppeln. Dieſe ſchützen gegen die Feuchtigkeit und den Schatten des Urwaldes, den eine Wieſe für Ameiſen bedeutet. Da oben unter dem Dache der Kuppel fühlt man die Sonnenſtrahlen“ (Forel). Wir ſehen denn auch die Ameiſen mit ihrer Brut

K. Fig. 33 B.



A Bruchſtück der Kuppel eines Erdneſtes von Lasius niger (Kammerlabyrinth; Grasſtengel und Blätter dienen als Säulen); B ſenkrechter Durchſchnitt eines Neſtes von Tapinoma erraticum. *K.* temporäre Erdkuppel, *Inn.* Inneres der Kuppel mit ſeinem natürlichen Grasſtengelgebälk, *Min.* Anfang des unterirdiſch minierten Teiles des Neſtes. Nach Forel.

meiſtens in den oberſten Partien der Kuppel ſich aufhalten. Wo keine ſoliden Kammern vorhanden ſind, in welchen die Brut untergebracht werden kann (Tapinoma), da legen die Ameiſen (nach Forel) ihre Larven zum Teil

Fig. 34.

1 Kugelförmiger Ameiſengarten mit vielen Keimpflanzen. 2 Kleiner Ameiſengarten in der Zweiggabel einer Cordia. Nach Ule, aus „Die Umſchau" VIII, Nr. 45.

auf Blätter uſw. dicht unterhalb des Gewölbes, zum Teil halten ſie dieſelben ſelbſt in den Oberkiefern und wimmeln dabei in den oberſten Partien der Kuppel herum.

Die Erdkuppeln können noch feſter und widerſtandsfähiger gemacht werden dadurch, daß ihre Oberfläche mit Steinchen gepflaſtert wird, wie es McCook bei der Ernteameiſe (Pogonomyrmex occidentalis) beobachtet hat.

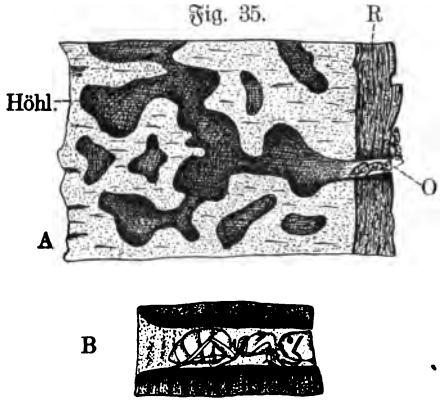
Die kleinen weißen Pflastersteinchen, die oft tief aus der Erde herausgeholt werden müssen, werden sehr regelmäßig in eine Lage nebeneinandergesetzt, was dem Neste ein einzig dastehendes Aussehen verleiht.

e) Eine ganz besondere Form von Erdnestern stellen die von Ule beschriebenen „schwebenden Nester" oder „Ameisengärten" dar. Bezüglich ihrer Bauart sind sie am ehesten mit den eben besprochenen Erdkuppeln zu vergleichen, von denen sie sich vor allem durch ihre Lage hoch oben auf den Bäumen unterscheiden. Wie die Kuppeln durch Grashalme usw. besondere Festigkeit erlangen, so wird diese bei den Ameisengärten durch die Wurzeln von Epiphyten erzielt. Das Interessante daran ist, daß die Epiphyten von den Ameisen selbst gesät und kultiviert werden sollen.

Ule fand diese schwebenden Gärten ziemlich häufig im Amazonasgebiet, und zwar in den verschiedensten Formen und Größen je nach dem Alter und der Art der Ameisen: bald waren es nur kleine erste Anlagen, welche die Würzelchen einiger Keimpflanzen mit Erde umgeben zeigten, bald wallnuß- bis kopfgroße Nester; letztere glichen in ihrer lockeren Bauart sehr einem Badeschwamm (Fig. 34). Die Ameisen, welche solche Gärten bauen, sind Azteca olithrix und ulei Forel, traili Em. und Camponotus femoratus Fb.

2. Holznester.

Wenn die Nester in festes totes oder lebendes Holz eingegraben sind, so sprechen wir von „Holznestern". Das Holz bietet natürlich einen viel stärkeren Widerstand dem Bearbeiten dar als die Erde, und es bedarf dazu auch ganz besonders starker Werkzeuge. Wir finden dementsprechend hier auch die Arbeiter stets mit sehr kräftigen Mandibeln ausgerüstet.



A Durchschnitt eines in einem Birnbaumast eingemeißelten Nestes von Colobopsis truncata Spin. *Höhl.* Höhlungen (Kammern) des Nestes im Holze, *R* Rinde des Astes, *O* Öffnung des Nestes nach außen (von einem Soldaten geschlossen). B Öffnung des Nestes mit dem als Tür funktionierenden Soldaten; vergrößert. Nach Forel.

Es gibt ziemlich viel Holzschnitzer unter den Ameisen; bei uns kommen vor allem die Camponotus-Arten in Betracht, deren Nester man überall häufig in Baumstrünken oder Baumstämmen antreffen kann. Gewöhnlich werden dieselben so angelegt, daß die weicheren Holzteile ausgehöhlt werden, während die härteren als Zwischenwände stehen bleiben, so daß die Hohlräume vertikal gelagert und entsprechend den Jahresringen konzentrisch angeordnet sind. Die vertikalen Kammern gehen aber nicht von oben bis unten ununterbrochen durch, sondern werden durch horizontale Böden in verschiedene Etagen abgeteilt. Im Gegensatz zu den Erdnestern bieten daher diese Art Holznester eine größere Regelmäßigkeit im Bau dar.

Es gibt aber auch andere, die ganz unabhängig von den Jahresringen und ebenso unregelmäßig wie die Erdnester sind. Solche Labyrinthe bauen vor allem die verschiedenen Colobopsis-Arten, denen kein Holz zu hart ist, um es mit ihren kurzen sehr kräftigen Mandibeln anzubohren. Fig. 35 zeigt ein Nest von Col. truncata in einem Birnbaumaste (im Durchschnitt): wir sehen ein Labyrinth von Gängen und Kammern (genau wie bei den Erdnestern), welches durch eine verhältnismäßig sehr enge Öffnung nach außen mündet. Wie oben (Kap. II, 3, S. 47) bereits mitgeteilt, wird diese letztere stets durch einen „Soldaten" verschlossen, welcher seinen Platz nur verläßt, wenn eine Arbeiterin ein- oder austreten will.

Auch einige Leptothorax-Arten sind Holzschnitzer und graben in der äußersten Schicht der Baumrinde kleine, sehr einfache flach ausgebreitete Nester mit wenig Kammern.

3. Marknester.

An die Holznester schließen sich eng die Marknester an. Während erstere durch Aushöhlen von festem Holz entstehen, werden letztere durch Aushöhlen des Markes gebildet. Dahl hat die Bezeichnung „Marknester" eingeführt, und zwar für das Nest von Camponotus quadriceps, welches in dem Marke von Endospermum formicarium Becc., einem Baum des Bismarck-Archipels, angelegt ist. Das Nest besteht in einer oder mehreren Markkammern, welche mit dem Wachsen der Kolonie immer größer werden und schließlich verschmelzen. „In älteren Zweigen verfließen die Kammern sämtlich zu einer zusammenhängenden Markröhre."

Auch das von Forel (1892) beschriebene und abgebildete Nest von Technomyrmex albipes Sm. in einem Stengel von Solanum auriculatum, dessen weiches Mark inwendig ausgehöhlt und in Fächer eingeteilt ist, gehört hierher.

4. Kombinierte Nester.

Die typischen kombinierten Nester sind dadurch charakterisiert, daß unterirdische minierte Anlagen mit oberirdischen Bauten aus vegetabilischen Materialien verbunden sind. Als Erbauer dieser Nester kommen die verschiedenen Waldameisen: Formica rufa, sanguinea, truncicola, exsecta, pressilabris sowie ihre nordamerikanischen Verwandten F. exsectoides, integra, obscuripes usw. in Betracht.

Auf die unterirdischen Anlagen dieser Nester brauche ich hier nicht mehr einzugehen; denn sie sind im Prinzip genau so wie die entsprechenden Bauten der reinen Erdnester (s. dort). Die Oberbauten bilden jene mächtigen Kuppeln, die unter der Bezeichnung „Ameisenhaufen" allbekannt sind. Sie werden aus den verschiedensten trockenen vegetabilischen Materialien aufgebaut: in Nadelwäldern werden die abgefallenen Nadeln verwendet, in Laubwäldern Holzstückchen, Grasstengelchen, trockene Blättchen usw. Ununterbrochen schleppen Tausende, ja vielleicht Hunderttausende von Arbeitern diese Materialien zunächst aus der unmittelbaren Umgebung, später, wenn diese kahl abgesucht,

aus weiterer, mitunter sehr weiter Entfernung herbei und häufen Stückchen auf Stückchen. Der so entstehende Bau ist aber keineswegs ein durchaus regelloser, solider Haufen von Nadeln, Stengeln usw., wie es auf den ersten Blick den Anschein hat, sondern es finden sich in ihm Gänge und Kammern, wie in den Erdkuppeln. Die Konstruktion dieser Hohlräume besteht teils lediglich aus vegetabilischem Material, welches durch entsprechende Lagerung gegenseitig versteift ist, teils aber ist auch Erde als Zement benützt, wodurch eine höhere Festigkeit erzielt wird. Das oberirdische Gang- und Kammerlabyrinth mündet durch mehrere Öffnungen nach außen; gewöhnlich ist die größte Öffnung am Gipfel der Kuppel gelegen. Bemerkenswert ist, daß die Öffnungen regelmäßig des Nachts sorgfältig geschlossen und am Morgen wieder geöffnet werden. Der Verschluß geschieht durch dasselbe Material, aus dem der Haufen besteht.

Die Größe und Form der Haufen ist verschieden, je nach der Art der Bewohner: Formica rufa z. B. baut sehr große, kegelförmige Kuppeln, Form. exsecta kleinere und flachere, ebenso Form. pratensis. Auch das Material, die Feinheit desselben, seine Lagerung usw. zeigt spezifische Unterschiede, so daß man aus dem Bau der Haufen meistens die betreffende Ameisenart sicher erkennen kann. Auch das Alter der Kolonie spielt natürlich bezüglich der Größe der Haufen eine bedeutende Rolle; wie aber oben schon erwähnt, haben die Haufen der verschiedenen Arten ihre Maximalgröße, über die hinaus sie niemals kommen. Die Maximalgröße kann sehr bedeutend sein, so dürfte sie bei Form. rufa in der Höhe etwa $1^1/_4$ bis $1^1/_2$ m betragen.

Die Haufen dienen demselben Zwecke wie die Erdkuppeln (s. dort), d. h. also vor allem zur Wärmebeschaffung. Ich habe mehrfach Temperaturmessungen vorgenommen und zwischen der Temperatur des Haufens und des Erdnestes oder auch der umgebenden Luft Differenzen bis zu 10° C festgestellt. Die höchste Temperatur herrschte stets (d. h. an sonnigen Tagen) in den obersten Partien des Haufens. Hier fanden sich auch immer die Puppen und Larven[1]). Eine weitere Bestätigung für Forels „Theorie des domes" liegt in der Tatsache, daß die haufenbauenden Ameisen in Gegenden mit sehr extremem Klima das Bauen der Kuppeln ganz unterlassen; so fand Forel (1900) in Nordkarolina nur sehr selten wirkliche „Haufen". Bei den extremen Plus- und Minustemperaturen dieses Landes, die ziemlich unvermittelt aufeinander folgen, ist ein besonderer Wärmesammler überflüssig, und ist der beste Aufenthalt für die Ameisen und ihre Brut in der Erde. —

Außer diesen typischen kombinierten Nestern der Waldameisen gibt es auch gelegentliche oder atypische Nester, welche einen kombinierten Bau aufweisen. So benutzen z. B. die Lasius-Arten gern alte morsche Baumstrünke zum nisten, indem sie dieselben aushöhlen und aus Erde und Holzmehl Gänge und Kammern in die Höhlung einbauen. Solche atypische kombinierte Nester sind überaus häufig und mannigfaltig und können von den verschiedensten Ameisen gebaut werden.

[1]) Mit Hilfe des Thermometers konnte ich selbst in den größten Haufen meistens leicht und sicher die Puppen- und Larvenkammern auffinden. Ich brauchte nur da nachzugraben, wo das Thermometer die höchste Temperatur zeigte, und fast stets lagen da auch die Puppen usw.

5. Nester in schon vorhandenen Höhlungen.

Wir müssen hier zwischen gelegentlichen oder zufälligen und normalen Nestformen unterscheiden.

Bei der großen Plastizität des Bauinstinktes und der Anpassungsfähigkeit der Ameisen ist es natürlich, daß diese jede Gelegenheit, die eine Arbeitsersparnis bezüglich des Nestbaues bedeutet, nach Möglichkeit ausnützen werden. Jede schon vorhandene Höhlung bietet aber den Ameisen eine derartige Gelegenheit dar, denn es fällt hier die schwierigste Arbeit, das Minieren und Ausnagen weg. Vielfach sind die Höhlungen schon derart, daß sie ohne weiteres von den Ameisen bewohnt werden können; in anderen Fällen handelt es sich nur noch darum, allzu große Spalten und Öffnungen zu verengern oder ganz zu vermauern und durch Einbauen von Zwischenwänden oder Böden verschiedene getrennte Kammern für ihre Brut zu schaffen. Die Nester in derartigen Spalten usw. haben außerdem noch den Vorteil des größeren Schutzes und der größeren Festigkeit.

Es ist deshalb kein Wunder, daß wir in fast allen vorhandenen Hohlräumen Ameisen finden: mögen es Mauerspalten oder Holzrisse, verlassene Borken- oder Bockkäfergänge, verlassene Pflanzengallen sein, überall nisten gelegentlich Ameisen.

Es gibt aber auch Ameisenarten, welche ausschließlich in natürlichen, und zwar für jede Art ganz bestimmten Höhlungen wohnen. In diesen Fällen haben wir es also mit normalen Nestformen zu tun. Hierher gehören vor allem die mit Pflanzen „symbiotisch" lebenden Ameisen der Gattungen Azteca, Iridomyrmex, Crematogaster und Pseudomyrma.

Azteca instabilis wohnt nur in den hohlen Stämmen gewisser Cecropia-Arten und nistet sonst nirgends anders, Iridomyrmex cordatus und Crematogaster difformis ausschließlich in den Labyrinthgängen der Luftknollen von Myrmecodia bzw. Hydnophytum (Fig. 59), Pseudomyrma flavidula und belti ausschließlich in den hohlen Dornen gewisser Akazien. Die Höhlungen der Cecropia-Stämme und der Akaziendornen wie die Labyrinthgänge der genannten Epiphytenknollen sind nicht etwa von den Ameisen erst hergestellt (im Gegensatz zu den Marknestern), sondern entstehen ganz selbständig in den Pflanzen. Da nun die in den Höhlungen wohnenden Ameisen den Pflanzen nicht nur keinen Schaden zufügen, sondern vielmehr durch Abwehr von Feinden als sehr nützlich sich erweisen, so werden die betreffenden Hohlräume von den meisten Forschern als Anpassungen der Pflanzen an die Ameisen aufgefaßt. Die Pflanzen werden als myrmekophil bezeichnet, das Verhältnis zwischen Pflanzen und Ameisen als Symbiose. Wir werden unten (Kap. IX) noch näher auf diese sowie auf andere verwandte Fälle zu sprechen kommen.

Auch bei uns in Europa gibt es übrigens einige Ameisen, die regelmäßig (ausschließlich?) in natürlichen Pflanzenhöhlungen wohnen. So finden sich die Nester von Dolichoderus quadripunctatus und Leptothorax affinis regelmäßig in dem feinen hohlen Markkanal dünner vertrockneter Äste gewisser

Bäume (vor allem der Nußbäume). Um eine „Symbiose" in obigem Sinne dürfte es sich hier aber wohl kaum handeln.

Zu erwähnen ist endlich noch, daß nach Forel in den Tropen viele Ameisen vorzugsweise in dünnen trockenen Gramineenstengeln ihre Nester aufschlagen; in Kolumbia, das Forel bereiste, nisten weitaus die meisten Ameisen auf diese Weise. Wir dürfen wohl annehmen, daß es sich hier nicht um rein zufällige Nestformen handelt, sondern daß diese „Stengelnester" eine normale typische Nestform darstellen.

6. Kartonnester und gesponnene Nester.

In Europa gibt es nur zwei Ameisen, welche Kartonnester bauen: der bei uns überall häufige Lasius fuliginosus und das in Südosteuropa heimische Liometopum microcephalum. Wie die Bezeichnung schon sagt, ist für diese Nestform vor allem das Material charakteristisch. Dasselbe besteht aus einem festen „Karton", welchen die Ameisen aus feinem Holzmehl (rein oder mit Erde gemischt) und Leim herstellen. Der Leim wird von den Ameisen selbst geliefert und stammt aus der Oberkieferdrüse, welche nach Meinert bei Lasius fuliginosus ganz ungewöhnlich groß ist.

Die Form der Nester ist sehr unregelmäßig und richtet sich ganz nach der Örtlichkeit, wo sie angelegt werden. Unsere beiden europäischen Kartonverfertiger bauen ihre Wohnungen mit Vorliebe in Hohlräumen alter Bäume; doch halten sie sich durchaus nicht streng daran. Wenigstens hat man die Nester von Lasius fuliginosus schon unter den verschiedensten Bedingungen angetroffen, wie z. B. in einer Erdhöhle, in einem Torfkeller usw. (Oudemans). Das Innere des Nestes besteht aus einem Labyrinth von Hohlräumen und Gängen, die alle nur durch die Dicke des Kartons voneinander getrennt sind. Das Nest bekommt dadurch ein schwammartiges Aussehen. Die Farbe des Kartons von L. fuliginosus ist gewöhnlich schwarzbraun, selten hellbraun.

Meistens zeigen die Wände einen samtartigen Überzug, welchen schon Forel als aus Pilzfäden bestehend erkannt hat (1873, S. 182). Lagerheim hat nun neuerdings diesen Pilz, der von Fresenius als Septosporium myrmecophilum beschrieben wurde, näher studiert. Das Mycel desselben befindet sich in dem Karton und durchzieht ihn in reicher Verzweigung; von diesem intramatrikalen Mycel gehen lange braune, gerade oder gebogene haarähnliche Hyphen aus, welche jenen samtartigen Flaum bilden. Da der Pilz außerhalb der Lasius-Nester nicht vorkommt und da ferner keine anderen Pilze in dem Neste sich finden, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die Ameise den Pilz absichtlich züchtet. Aus dieser Pilzzucht können den Ameisen verschiedene Vorteile erwachsen: die Hyphen können zur Nahrung dienen und das Mycel verleiht dem Karton eine größere Festigkeit (wie das Schilfrohr dem Mörtelbewurf unserer Hauswände). Außerdem kann auch noch die schleimabsondernde Eigenschaft des Pilzmycels vorteilhaft zum Zusammenkitten des Baumaterials dienen.

Während in Europa die Kartonnester nur selten sind, stellen sie in Südamerika, Afrika und Indien eine häufige Erscheinung dar. Es sind vor allem

Arten der Gattungen Camponotus, Azteca, Crematogaster, Dolichoderus und Polyrhachis, welche ſolche Neſter erbauen. Wenn viele derſelben auch im Prinzip mit dem obigen Lasius-Kartonneſt übereinſtimmen, ſo unter-

Fig. 36 A.

Kartonneſt von Azteca trigona subsp. mathildae Forel.
Nach einer Photographie von Göldi-Para.

ſcheiden ſie ſich doch in mehreren Punkten von dieſem. Einmal werden die Neſter der Crematogaster uſw. gewöhnlich frei auf Bäumen, an Äſten hängend, angelegt, und ſodann iſt der Karton meiſt feiner und weniger brüchig. Forel hat eine ganze Stufenreihe bezüglich der Beſchaffenheit des Kartons

aufgestellt, welche vom harten, brüchigen, holzähnlichen des Lasius fuliginosus bis zum feinsten, papierdünnen elastischen (dem der Wespennester

Fig. 36 B.

Bartartig herabhängende Kartonstalaktiten von Azteca barbifex Forel.
Nach einer Photographie von Göldi-Para.

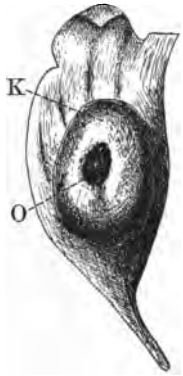
ähnlich) führt. Die größere Elastizität wird dadurch erreicht, daß weniger Holz und mehr Kitt verwendet wird [1]).

[1]) Manche Autoren berichten, daß von verschiedenen Ameisen zur Verfertigung des Kartons Mist verwendet wird. So soll nach Lund eine Ameise, welche er

Die Form dieſer freien Kartonneſter iſt meiſtens ganz unregelmäßig und wird eben dem Aſtwerk der betreffenden Bäume angepaßt. Beſonders auffällig ſind die Neſter verſchiedener Azteca-Arten (barbifex, stalactitica, decipiens), welche aus einer großen Anzahl bartartig herabhängender Kartonſtalaktiten beſteht (ſ. Fig. 36 B). Die Größe derſelben kann ganz enorm werden; ſo berichtet Wasmann von Neſtern von Crematogaster schenki aus Madagaskar, welche einen ſolchen Umfang hatten, daß ein erwachſener Menſch darin Platz finden könnte.

Es gibt aber auch kleinere, regelmäßig geformte Kartonneſter, wie ſie vor allem einzelne Polyrhachis-, Dolichoderus- und Crematogaster-Arten bauen. Dieſe Neſter ſind gewöhnlich auf einem Blatt errichtet und beſtehen aus einem einzigen wallnuß- bis hühnereigroßen Hohlraum, welcher durch eine große, meiſt zentralgelegene Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung ſteht (Fig. 37). Das Material, aus welchem der Karton dieſer kleinen Neſter beſteht, iſt bei den verſchiedenen Polyrhachis-Arten verſchieden: bei Pol. mayri und scissa aus Ceylon beſteht er (wie der Karton der obigen Crematogaster-Neſter) aus vegetabiliſchen Partikelchen, welche durch Drüſenkitt miteinander verklebt ſind; bei anderen Arten dagegen, wie z. B. bei Pol. jerdonii Forel (ebenfalls aus Ceylon), beſteht die Neſtwand aus kleinen Steinchen und pflanzlichen Schollen, welche durch ein feines Geſpinſt zuſammengewoben ſind. Es treten alſo hier an Stelle des Kittes feine Seidenfäden. Bei wieder anderen Arten, wie bei Pol. dives, wird gar kein fremdes Material mehr benutzt, ſondern beſteht das Neſt aus reinem Seidengeſpinſt. „Das Gewebe iſt bräunlich-gelblich und zwiſchen Blättern angebracht, welche damit austapeziert und untereinander verbunden ſind.“ „Ein noch feineres zarteres Seidengewebe, feiner und noch dichter als das feinſte Seidenpapier, wird von Polyrhachis spinigera Mayr produziert.“ „Wunderbarerweiſe iſt dieſes Geſpinſt in der Erde angebracht, wo es eine ſchlauchförmige, unten kammerartig erweiterte Höhle austapeziert.“

Fig. 37.



Kartonneſt von Polyrhachis spec. *K* Karton, *O* Öffnung des Neſtes. Nach André.

So ſind wir alſo bei den geſponnenen Neſtern angekommen. Außer den genannten Polyrhachis erbauen auch noch verſchiedene Oecophylla-Arten (Indien, Auſtralien und Afrika) und Camponotus senex Sm. (Braſilien) ähnliche Geſpinſtneſter, und zwar verwenden dieſe Ameiſen lebende Blätter dazu, welche ſie zuſammenbiegen und an ihren Rändern mit einem dichten Seidengeſpinſt verbinden (Fig. 38 A). Mit demſelben ſeidenartigen Gewebe werden auch alle Lücken und Öffnungen zwiſchen den Stielen uſw. ausgefüllt.

Es erhebt ſich nun die Frage, woher die Ameiſen, die doch beſonderer Spinndrüſen entbehren, den Spinnſtoff nehmen? Forel

Formica merdicola nennt, und welche in Lagoa ſanta (Braſilien) an Bambusrohr in einiger Entfernung von der Erde ihr Neſt errichtet, den Miſt von Kühen und Pferden als Baumaterial gebrauchen (vgl. Ihering). Dolichoderus attelaboides (ebenfalls in Braſilien) baut nach Mayr (1868) ſein Neſt aus Mauleſelmiſt.

war früher der Ansicht, daß die spinnenden Ameisen aus den kartonfabrizierenden sich allmählich entwickelt haben, indem das Sekret der Oberkieferdrüse, welches diesen den Leim für den Karton liefert, bei jenen eine „fadenziehende" Eigenschaft angenommen habe.

Fig. 38 A.

Blattnest von Oecophylla smaragdina.
Nach einer Photographie von Doflein.

Nach den neueren Beobachtungen aber trifft dies nicht zu. Wenigstens ist für Polyrhachis dives, Oecophylla smaragdina und Camponotus senex die höchst merkwürdige Tatsache festgestellt, daß sie den Spinnstoff nicht aus ihrem eigenen Körper beziehen, sondern von ihren Larven, welche sie als „Webschiffe" benutzen.

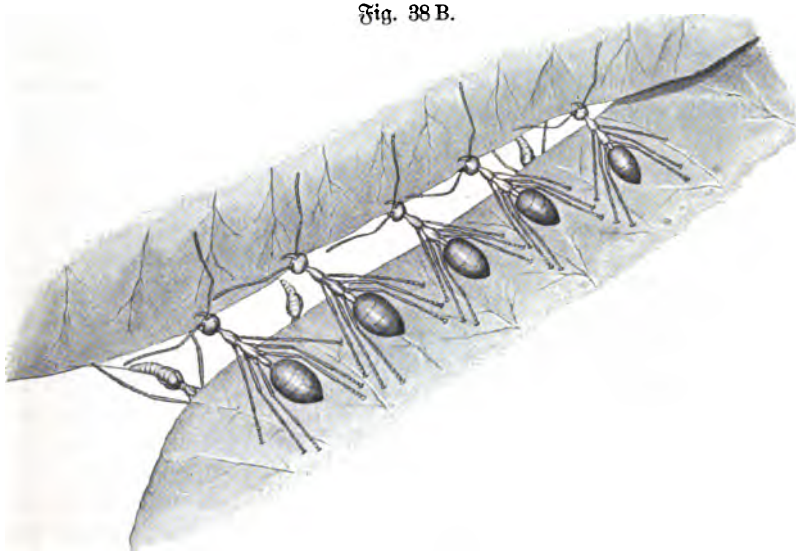
Die erste Kunde darüber brachte Ridley (1890) aus Singapure, und einige Jahre später (1896) berichteten Holland und Green ganz ähnliches aus Ceylon. Holland schildert (bei Green) den Vorgang des Spinnens (von Oecophylla) ziemlich eingehend: Die zu verbindenden Blätter werden erst von den Ameisen mittels ihrer Oberkiefer in die richtige Lage gebracht und zusammengehalten. Dann kommen andere in großer Zahl, jede eine Larve im Maule haltend, und fahren nun mit dem Vorderende der Larve von einem Rande des Blattes zum anderen. Wo der Mund der Larve das Blatt berührt, erscheint ein Gespinstfaden, der an dem Blatte festklebt. Dieser Prozeß wird so lange wiederholt, bis die Blätter an ihren Rändern durch ein haltbares Gewebe verbunden sind und schließlich ein filziger papierähnlicher Stoff sich bildet, der aus unzähligen übereinanderliegenden und sich kreuzenden Spinnfäden besteht.

Die Mitteiluug, daß Ameisen zum Bau ihrer Wohnung besondere, von ihnen körperlich getrennte Werkzeuge benutzen, mutete so

wunderbar an, daß Wasmann fürs erste noch nicht daran glauben mochte und weitere Bestätigung durch andere Forscher für nötig erachtete. Die Bestätigung ist nun neuerdings von verschiedenen Seiten in übereinstimmender Weise eingelaufen, so daß heute kein Zweifel mehr über die Richtigkeit der Angaben Ridleys und Hollands besteht.

Zuerst hat Chun („Aus den Tiefen des Weltmeeres", 2. Aufl., Jena 1903, S. 129) eine indirekte Bestätigung erbracht, indem er bei Oecophylla-Larven enorme Spinndrüsen nachwies, welche „an ungewöhnlicher Entwickelung alles überbieten, was wir von den gleichen Drüsen sonstiger Hymenopteren, speziell auch der Ameisenlarven, kennen. Sie bestehen aus vier mächtigen,

Fig. 38 B.



Reparatur eines Spaltes im Nest von Oecophylla smaragdina. Nach Doflein.

den Körper in ganzer Länge durchziehenden Schläuchen welche sich jederseits vereinigen und zu einem auf der Unterlippe ausmündenden Gange zusammenfließen."

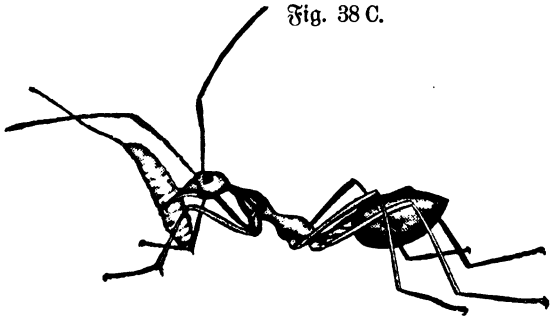
Sodann sind aber in den letzten Jahren auch noch mehrfach direkte Beobachtungen über das Spinnen angestellt worden und zwar von Göldi bei Camponotus senex, von den Vettern Sarasin und Fr. Doflein bei Oecophylla, und endlich von Elw. Jacobson bei Polyrhachis dives.

Die Mitteilungen dieser Forscher bestätigen obige Angaben Hollands in jeder Weise. Besonders anschaulich ist die Schilderung Dofleins, die ich hier wörtlich wiedergeben möchte. Doflein öffnete ein Nest von Oecophylla, um das Innere usw. des Baues zu studieren. „Während nun", erzählt der genannte Forscher, „die Hauptmasse der Tiere zur Verteidigung des Nestes sich anschickte, sonderte sich von ihnen eine kleine Truppe ab, welche sich an dem von mir in der Nestwand angebrachten Riß zu schaffen machte. Sie stellten sich in ganz merkwürdiger Weise in einer geraden Reihe auf, wie dies die

Abbildung Fig. 38 B zeigt. An der einen Seite des Spaltes hatten sie mit ihren Mandibeln den einen Blattrand erfaßt, auf der anderen Seite des Spaltes krallten sie sich mit allen sechs Füßen an der Blattoberfläche fest. Dann zogen sie ganz langsam und behutsam an, setzten ganz vorsichtig einen Fuß nach dem anderen etwas rückwärts und so sah man ganz deutlich die Ränder des Spaltes sich allmählich einander nähern. Es war ein bizarrer Anblick, die Tiere alle einander ganz parallel aufgestellt bei der Arbeit zu sehen.

„Nun kamen andere herbei und fingen an, den Rändern des Spaltes entlang die Reste des alten Gewebes sorgfältig wegzuschneiden. Sie bissen mit ihren Mandibeln das Gewebe durch und zerrten so lange daran, bis es in Fetzen sich loslöste. Solche Fetzen trugen sie in den Mandibeln an eine exponierte Stelle des Nestes und ließen sie im Winde davonfliegen, indem sie die Mandibeln bei einem Windstoß weit öffneten. Ich sah auch, wie eine ganze Reihe von Ameisen zusammen einen großen Fetzen des Gewebes auf eine Blattspitze hinaustrugen und wie sie dort wie auf Kommando gleichzeitig ihre Mandibeln öffneten und so das große Stück fortflattern ließen.

Fig. 38 C.



Oecophylla - ♀, eine Larve als Spinnrocken benutzend. Nach Doflein.

„Das dauerte fast eine Stunde, dann kam plötzlich ein stärkerer Windstoß, entriß den am Spalt ziehenden Ameisen dessen Ränder und machte die ganze Arbeit nutzlos. Aber die Tiere ließen sich in ihrer Tätigkeit nicht beirren. Von neuem stellte sich eine lange Reihe am Spalt auf und nach einer halben Stunde hatten sie dessen Ränder einander wieder ziemlich nahe gebracht.

„Schon verzweifelte ich an der Möglichkeit, die Hauptsache zu sehen, da kamen aus dem Hintergrunde des Nestes mehrere Arbeiterinnen hervor, welche Larven zwischen ihren Mandibeln hielten. Und sie liefen nicht etwa mit den Larven davon, um sie in Sicherheit zu bringen, sondern sie kamen mit ihnen gerade an die gefährdete Stelle, an den Spalt. Dort sah man sie hinter der Reihe der Festhalter herumklettern und ganz eigenartige Kopfbewegungen ausführen. Sie hielten die Larven sehr fest zwischen ihren Mandibeln, so daß diese in der Mitte ihres Leibes deutlich zusammengedrückt erschienen (vgl. Fig. 38 C). Vielleicht ist der Druck von Wichtigkeit, indem er die Funktion der Spinndrüsen anregt. Es sah ganz merkwürdig aus, wenn sie mit ihrer Last durch die Reihen der festhaltenden Exemplare hindurchstiegen. Während letztere auf der Außenseite des Nestes sich befanden, führten erstere ihre Arbeit im Innern des Nestes aus. Sie waren daher viel schwerer zu beobachten. Doch konnte ich nach einiger Zeit mit aller Deutlichkeit sehen, daß sie die Larven mit dem spitzen Vorderende nach oben und vorn gerichtet trugen und sie immer von der einen Seite des Spaltes zur anderen hinüber-

bewegten. Dabei warteten sie erst ein wenig auf der einen Seite des Spaltes, als ob sie dort durch Andrücken des Larvenkopfes das Ende des von der Larve zu spinnenden Fadens anklebten, fuhren dann mit dem Kopf quer über die Spalte herüber und wiederholten auf der anderen Seite dieselbe Prozedur. Allmählich sah man, während sie diese Tätigkeit unermüdlich fortsetzten, den Spalt sich mit einem feinen seidenartigen Gewebe erfüllen.

„Es war kein Zweifel, die Ameisen benutzten tatsächlich ihre Larven als Spinnrocken und zu gleicher Zeit als Weberschiffchen. Indem mehrere Arbeiterinnen ganz nahe beieinander arbeiteten, konnten sie die Fäden einander überkreuzen lassen, so daß ein ziemlich festes Gewebe entsteht. Man kann dasselbe mit der Schere zerschneiden, und kleine Stücke sehen unter dem Mikroskop sehr eigenartig aus. Man sieht eine Menge von feinen Fäden sich überkreuzen und an einzelnen Stellen sieht man ganze Stränge sich in einer Richtung gemeinsam hinziehen. Das stimmt sehr gut mit meinen Beobachtungen der Entstehung des Gewebes überein. Die Ameisen pflegen zuerst an einer Stelle häufig mit den Larven hin und her zu fahren, ehe sie den Ort wechseln und ihre Fäden kreuz und quer spannen. Dadurch entstehen nach kurzer Zeit an mehreren Stellen vor dem Gewebe eine Art von Stricken, welche offenbar den festhaltenden Ameisen einen Teil ihrer Arbeit abnehmen. Man sieht unter dem Mikroskop auch, daß die Fäden des Gewebes an manchen Stellen miteinander verklebt erscheinen. Diese Tatsache erklärt sich sehr einfach, wenn wir bedenken, daß der Faden, wenn er aus der Spinndrüse der Larve hervorgeht, zunächst noch auf einige Momente feucht und klebrig ist."

Nachdem nun bei ganz verschiedenen, in getrennten Ländern vorkommenden Ameisen die gleiche Art zu spinnen festgestellt ist, dürfte es wohl zweifellos sein, daß alle gesponnenen Nester auf diese Weise entstehen.

Wir haben hier eine hochinteressante Tatsache kennen gelernt, die wohl einzig im ganzen Tierreich dastehen dürfte, nämlich die, daß ein Tier sich eines Werkzeuges bedient. Ich glaubte aus diesem Grunde etwas ausführlicher darauf eingehen zu müssen.

7. Zusammengesetzte Nester.

Wir sprechen von „zusammengesetzten Nestern", wenn die Nester von zwei (oder mehreren) verschiedenen Ameisenarten entweder unmittelbar aneinandergrenzen oder ineinander gebaut sind. Meistens verhalten sich die Bewohner der verschiedenen Nester feindlich gegeneinander; man braucht nur die trennenden Wände usw. zu entfernen, um sofort den schönsten Kampf im Gange zu sehen.

Wir wollen hier nicht von den vielen zufälligen „zusammengesetzten Nestern" reden, sondern nur die normalen Formen berücksichtigen, nämlich die Nester der „Diebs- und Gastameisen". Diese Ameisen, die zu den Gattungen Solenopsis, Formicoxenus, Leptothorax usw. gehören und sich durch besondere Kleinheit auszeichnen, bauen ihre Wohnungen gewöhnlich in die dicken Wandungen der Nester größerer Ameisenarten ein. Wo genügend Platz vorhanden, werden die Kammern angelegt, welche durch feine Kanäle

miteinander verbunden sind und durch noch feinere Gänge nach außen, d. h. in die Räume der Wirtsameisen führen. Es können durch sie nur die kleinen Arbeiter der Gast- und Diebsameisen eintreten, während den großen Wirtsameisen der Zutritt versagt ist. Die beiden so ineinander gebauten Nester unterscheiden sich nicht nur durch die bedeutende Differenz in der Breite der Gänge, Kammern usw., sondern auch die Struktur der Wandungen ist beim kleinen Diebsameisennest eine viel glattere als bei dem der großen Wirtsameisen, da letztere natürlich mit größeren Sandkügelchen arbeiten als die Diebsameisen (Fig. 47 D). Näher auf die Beziehungen der beisammenwohnenden Ameisen und andere Details einzugehen, behalte ich mir für ein späteres Kapitel (VII) vor.

8. Nester der „gemischten Kolonien".

Die Nester der „gemischten Kolonien" zeigen gewöhnlich eine einheitliche Bauart, nämlich die der Sklavenameisen, da ja die „Herren" sich meistens gar nicht um den Bau bekümmern, d. h. das Bauen ganz verlernt haben.

Nur in den Fällen, in welchen die „Herren" noch nicht so stark degeneriert sind, zeigen die Nester Besonderheiten, die hier zu erwähnen sind. Es trifft dies vor allem für die sogenannten „fakultativen Sklavenjäger" zu, die also nicht unbedingt auf Sklaven angewiesen sind, sondern auch ohne solche auszukommen vermögen, so z. B. Formica sanguinea (s. Kapitel VII). „Hier nimmt das Nest eine gemischte Architektur an, indem beide Ameisenarten, jede nach ihrer instinktiven Kunst, daran arbeiten. Und dennoch stören sie einander nicht! Jede Art weiß ihre Arbeit harmonisch mit derjenigen der anderen zu kombinieren, obwohl beider Künste oft sehr verschieden sind, wie z. B. bei der Maurerin Form. fusca und bei der nach Art der Zimmerleute arbeitenden Form. pratensis. Die fusca verbindet mit feuchter Erde die Holzbälkchen der pratensis, und das Ganze hält recht gut" (Forel 1892).

B. Wandernester.

Wie oben schon erwähnt, gibt es Ameisen, die Dorylinen, welche ein reines Nomadenleben führen und daher auch nicht dazu kommen, dauernde vollkommene Nester zu bauen. Sie richten sich daher während der kurzen Zeit, da sie sich in einer Gegend aufhalten, einfach in natürlich vorhandenen Höhlen, Erd- oder Felsspalten, alten Baumstämmen usw. häuslich ein, um, sobald die Gegend ausgeplündert ist, wieder abzuziehen. Wir wissen übrigens noch sehr wenig über die Nester der Dorylinen, speziell der blinden unterirdisch jagenden afrikanischen Gattungen Dorylus und Aenictus. Etwas besser sind wir über die neotropischen Dorylinen, die Ecitonen, unterrichtet, und zwar durch Belt und W. Müller. Forel faßt die Resultate der beiden kurz ungefähr so zusammen: Die größeren, mit Augen versehenen Eciton-Arten (hamatum, foreli, quadriglume usw.) bauen oder minieren keine Nester, sondern bewohnen mit ihren ungeheuren zahlreichen Kolonien einfach größere, natürlich geschützte Stellen wie hohle Bäume oder Gesträuche, wo sie zu

mächtigen Klumpen zusammengeknäult sind. In diesem Knäuel liegen die Larven und Puppen verwahrt, von ihm aus werden die Raubzüge unternommen und zu ihm wird die Beute gebracht. Der Knäuel stellt also in der Tat das eigentliche Nest dar, „ein reines Nomadennest, ein lebendes Nest ohne Haus". Diese „Nester" können eine ganz ansehnliche Größe erreichen, so maß ein von W. Müller beobachteter Klumpen Ameisen und Brut, der nicht die Hälfte der Kolonie ausmachte, nicht weniger als 5600 ccm!

C. Nebenbauten.

Bevor wir den Nestbau verlassen, müssen wir noch einige Worte sagen über die Bauten, welche die Ameisen außerhalb des eigentlichen Nestes errichten, wie Straßenbauten, Pavillons usw.

Die Ameisenstraßen sind allgemein bekannt, man begegnet ihnen auf Schritt und Tritt in unseren Gärten, auf Wiesen, Feldern und in Wäldern. Verfolgt man dieselben, so sieht man, daß sie einerseits zum Nest führen, andererseits gewöhnlich frei enden; man sieht ferner, daß vom Nest nicht nur die eine verfolgte Straße ausgeht, sondern daß gewöhnlich mehrere solche Wege nach den verschiedenen Richtungen gebaut sind. Die Straßen werden richtig angelegt und entstehen nicht etwa von selbst durch die Tritte der Ameisen, wie einige Autoren meinten. Es werden zunächst alle im Wege stehenden Hindernisse sorgfältig weggeräumt, vor allem die Grasstengel usw. abgeschnitten, sodann wird der Boden geglättet oder auch mehr oder weniger ausgehöhlt, so daß die Straße eine flache Rinne bildet. Ist die Straße fertig gestellt, so wird sie sorgfältig bewacht und unterhalten, indem die Zerstörungen, die natürlich sehr häufig eintreten, sofort wieder repariert werden.

Diese Ameisenstraßen zeichnen sich sehr scharf von der Umgebung ab; sie führen meistens ziemlich gerade ihrem Ziele zu, nur allzu große Hindernisse werden im Bogen umgangen; ihre Länge kann 30, 40 oder 50 und noch mehr Meter betragen. Bis jetzt haben wir nur offene Straßen im Auge gehabt, wie sie bei uns vor allem von Formica rufa, pratensis und Lasius fuliginosus, in Nordafrika von den Messor-, in Amerika von den Pogonomyrmex-Arten usw. gebaut werden.

Manche Ameisen aber begnügen sich nicht mit solchen offenen Wegen, sondern überwölben dieselben noch mit einem Erdgewölbe. Es tun dies die verschiedenen Lasius, vor allem L. niger und alienus, sodann L. brunneus und emarginatus, ferner Myrmica laevinodis, scabrinodis, in Brasilien verschiedene Acromyrmex-(Atta-)Arten usw. Die Erbauung der Gewölbe geschieht auf dieselbe Weise wie die Erbauung der Erdkuppeln (s. oben). Manchmal wechseln offene und gedeckte Partien auf ein- und derselben Straße miteinander ab oder die Straße verschwindet auch plötzlich ganz in der Erde, um erst nach einer Strecke wieder zum Vorschein zu kommen. Es zeigt sich eben auch hier beim Straßenbau dieselbe große Plastizität und Anpassungsfähigkeit, wie wir sie beim Nestbau kennen gelernt haben.

Der große Vorteil der „Straßen" ist ohne weiteres klar: es sind den Ameisen alle Hindernisse aus dem Wege geräumt, so daß der Hin- und Hermarsch in einem viel rascheren Tempo erfolgen kann als da, wo keine Straßen vorhanden sind. Wie langsam und mühsam gestaltet sich der Marsch durch ein ungeebnetes Terrain, z. B. eine Wiese, besonders wenn die Ameise mit einer größeren Last beladen! Bald bleibt sie da, bald dort hängen; ein ewiges Vor und Zurück, Hinauf und Hinunter, und dabei muß sie stets ängstlich darauf bedacht sein, die Richtung nicht zu verlieren; sobald aber die Straße erreicht, so geht es ohne Unterlaß vorwärts! Deshalb biegen auch die Ameisen, die abseits von der Straße beschäftigt waren, stets zunächst zur Straße ein, um von da aus bequem und rasch ihre Beute nach Hause tragen zu können. Für solche Ameisen, die ein schlechtes Geruchsvermögen besitzen, ist eine „Straße" natürlich von besonderem Wert. „Da gibt es nur zwei Richtungen, und die Wanderer brauchen sich nicht mehr mühselig ihren Weg zu suchen." Gewöhnlich wird ein und dieselbe Straße als Hin- und Herweg benutzt; ich sah aber auch Fälle (bei Messor barbarus in Biskra), in denen die Ameisen auf einem besonderen Wege auszogen und auf einem anderen heimkehrten.

Die Straßen führen zu Plätzen, wo besonderer Überfluß an Nahrung vorhanden, sehr häufig zu Blattlauskolonien, die ihnen reichlichen Zuckersaft liefern. Nicht selten errichten die Ameisen (Lasius, Myrmica) um die letzteren noch besondere Gewölbe, um die geschätzten Nahrungslieferanten vor den Unbilden des Wetters und vor Feinden zu schützen und wohl auch um sie für sich zu sichern. Solche „Blattlaus-Pavillons" findet man bei uns des öfteren auf Sträuchern oder Bäumen. Auch in den Tropen kommen sie vor, und zwar in viel größeren Dimensionen; so beobachtete Dahl im Bismarck-Archipel Blattlausställe, von Oecophylla errichtet, welche einen Durchmesser von 40 cm erreichten.

Dieselbe Ameise baut nach Dahl außer diesen Ställen auch noch besondere „Futterhäuser", das sind „zeltartig ausgespannte, allseitig geschlossene Überdachungen einzelner Aststeile" an solchen Stellen, wo Saft ausfließt. Sie dürften dazu dienen, den Saft vor Regen zu schützen, damit er etwas erhärten kann.

Literatur.

Adlerz, G., Myrmecologiska studier. I. Formicoxenus nitidulus 1884.

André, Ernst, Les Fourmis. Kap. V und X.

Belt, T., The Naturalist in Nicaragua. London 1874.

Dahl, Fr., Das Leben der Ameisen im Bismarck-Archipel. S. 27 bis 37. Berlin 1901.

Doflein, Fr., Beobachtungen an den Weberameisen. In: Biol. Zentralbl. 25, 497 bis 507, 1905.

Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse, 1873. III. Partie, p. 150—209.

Forel, Aug., Eine myrmekologische Ferienreise nach Tunesien und Algier. In: „Humboldt" 1890, S. 296 bis 306.

Forel, Aug., Die Nester der Ameisen. In: Verhandl. d. Zür. Naturf.-Ges. 1892. 1 Tafel.

Forel, Aug., Les Formicides de la province d'Oran. In: Bull. Soc. Vand. Sc. Nat. 30 (3), 1—45, 1894.

Forel, Aug., Zur Fauna und Lebensweise der Ameisen im kolumbischen Urwald. In: Mitteil. d. Schweiz. Entom. Ges. 1896, S. 401 bis 411.

Forel, Aug., Fourmis du Japon. Nid en Toile etc. In: Bull. Soc. Ent. Suisse 10, 267—287, 1900.

Forel, Aug., Ebauche sur les moeurs des fourmis de l'Amérique du Nord. In: Rivista Sc. Biol. Como 1900.

Forel, Aug., Die Sitten und Nester einiger Ameisen der Sahara bei Tugurt und Biskra. In: Mitteil. d. Schweiz. Entom. Ges. 10, Heft 10, 1902.

Forel, Aug., Faune myrmécologique des Noyers. In: Bull. Soc. Vand. 1903.

Forel, Aug., Einige biologische Beobachtungen des Herrn Prof. Dr. E. Göldi an brasilianischen Ameisen. In: Biol. Zentralbl. 25 (1905).

Forel, Aug., Einige neue biologische Beobachtungen an Ameisen. In: Compt. rend. d. séances 6me Congrès intern. Zoologie 449—456, Genf 1905.

Green, E. E., On the habits of Oecophylla smaragdina F. In: Proc. Ent. Soc., London 1896.

Huber, P., Fourmis indigènes, 1810. Kap. I.

Jakobsohn, Elw., siehe unten bei Wasmann 1905.

Ihering, H. v., Die Ameisen von Rio Grande do Sul. In: Berl. Entom. Zeitschr. 1894.

Knauer, Fr., Neues über Ameisen und Termiten. In: Die Umschau 8 (1904).

Lagerheim, G., Über Lasius fuliginosus (Latr.) und seine Pilzzucht. In: Entom. Tidskr. 1900.

Mayr, G., Myrmekologische Studien. In: Verhandl. d. Zool. Bot. Ges. Wien 1862, S. 649 bis 776. Tafel 19.

Mayr, G., Südafrikanische Formiciden, gesammelt von Dr. Hans Brauns. In: Annal. d. k. k. Nat. Hofmus. Wien 1901, S. 1 bis 30. 2 Tafeln.

McCook, H. C., The Honey Ants etc. 1882.

McCook, H. C., The Natural-History of the Agricultural Ant of Texas 1880.

Möller, Alfr., Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena 1893.

Müller, W., Beobachtungen an Wanderameisen. In: Kosmos 1, 81, 1886.

Müller, Fritz, Die Imbauba und ihre Beschützer. In: Ebenda 8.

Oudemans, J. Th., Zwei merkwürdige Hymenopterennester von Lasius fuliginosus Latr. und von Osmia rufa L. In: Allgem. Zeitschr. f. Entom. 1901, S. 179 bis 181.

Ridley (Über Oecophylla). In: Journ. of the Straits Branch of the Roy. Asiat. Soc., Singapore 1890.

Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

Ule, E., Ameisengärten im Amazonasgebiet. In: Englers bot. Jahrb. 30 (1902), Beibl. Nr. 68, S. 45 bis 52.

Wasmann, E., Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster 1891.

Wasmann, E., Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. 2. Auflage. Freiburg/Breisg. 1900.

Wasmann, E., Beobachtungen über Polyrhachis dives auf Java, die ihre Larven zum Spinnen der Nester benutzt. In: Notes from Leyden Museum 25, 133—140, 1905. (Enthält briefliche Mitteilungen von Elw. Jakobson.)

Wheeler, W. M., The Compound and mixed Nests of American Ants. In: Amer. Naturalist 35 (1901).

Fünftes Kapitel.

Ernährung.

1. Allgemeines über die Aufnahme, Verteilung und Beschaffung der Nahrung.

Legt man ein befeuchtetes Stück Zucker in ein Beobachtungsnest, in welchem eine kleine Ameisenkolonie sich befindet, so dauert es nicht lange, daß einige Ameisen herankommen und an dem Zucker zu lecken beginnen. Mit der Lupe erkennt man deutlich rasche rhythmische Bewegungen der breiten Zunge und der Labialtaster, während die Maxillen und ihre Taster dabei ziemlich ruhig bleiben. Das Gros der Ameisen hält sich in der anderen Ecke des Nestes auf und kümmert sich nicht um den Leckerbissen.

Die ersteren Arbeiter dagegen verharren lange bei dem Zucker, unentwegt an ihm leckend; manchmal setzen sie wohl eine Weile aus, um ihre mit dem Sirup verpappten Fühler usw. zu reinigen und wohl auch um ein wenig auszuruhen; dann geht es aber gleich wieder von neuem mit dem Lecken los. Dabei hat sich der Hinterleib ausgedehnt; die glänzenden Regionen der Segmentplatten, welche sonst zum größten Teil verdeckt sind, treten mehr und mehr hervor; der Umfang des Abdomens kann beinahe um das Doppelte sich vergrößern, während die betreffenden Ameisen immer noch nicht genug zu haben scheinen.

Wenn wir diesen hier geschilderten Vorgang als „Fressen" auffassen, so müssen uns die Ameisen als „Vielfraße" ersten Ranges erscheinen. Sie sind aber nichts weniger als das! Was wir eben beobachtet haben, ist kein „Fressen" im eigentlichen Sinne; denn es kommt fürs erste nichts in den „individuellen" Magen der betreffenden Ameisen, sondern die ganze Menge des aufgesogenen Zuckersaftes verbleibt zunächst in dem „sozialen" Magen und dient zum größten Teil zur Verteilung an die übrigen Mitglieder der Gesellschaft. Wir haben es also vielmehr mit einem Sammeln von Nahrungsvorräten zu tun. Forel hat auch Experimente darüber angestellt, indem er den Zucker mit Berlinerblau färbte: in den ersten Tagen war keine Spur der blauen Flüssigkeit, welche den Vormagen (sozialen Magen) füllte, in den („individuellen") Verdauungsmagen eingedrungen; erst später färbte sich auch letzterer langsam mehr und mehr blau.

Die Ameise „frißt" erst dann wirklich, wenn sie den Verschluß des Vormagens öffnet und von dem darin aufgesammelten Nahrungs-

vorrat etwas in ihren eigentlichen Magen durchtreten läßt; denn nur diese Nahrung kommt ihrem eigenen Körper zugute.

Kehren wir wieder zu unserem Beobachtungsnest zurück und verfolgen die paar leckenden Ameisen weiter. Haben sie endlich genug des Sirups eingesogen, so entfernen sie sich von dem Zuckerstück und begeben sich in die Ecke, wo die übrigen Ameisen sich aufhalten. Hier sitzen sie nun ruhig da, ihren Vorderkörper aufgerichtet. Es kommt eine hungrige Ameise (B) an einer (A) von diesen vorbei, betastet sie und erkennt sogleich, daß hier etwas zu holen ist. Sie schlägt nun die angefüllte Genossin (A) heftig mit den Fühlern und den Vorderbeinen auf die Oberfläche und die Seiten des Kopfes und beleckt die Mundgegend. Gleich darauf öffnet jene (A) ihre Mandibeln, um Platz zu machen, und beide Ameisen verbinden sich nun Zunge an Zunge. Wir sehen wieder dieselben rhythmischen Bewegungen der Zunge, die wir oben beim Auflecken des Zuckers beobachtet haben. Die Lippentaster sowohl als die Fühler und die Vorderbeine der beiden sind in steter Bewegung; besonders die futtererhaltende Ameise (B) wird nicht müde, den Kopf der Fütternden (A) in der aufgeregtesten Weise zu bearbeiten. Die Bewegungen der letzteren (A) sind ruhiger und langsamer. — Nachdem die beiden Ameisen längere Zeit so vereinigt waren, trennen sie sich wieder. Bald sehen wir aber mit der Ameise A eine andere Ameise (C) in gleicher Weise verbunden, dann wieder eine andere (D) usw., bis der Vorrat der Ameise A erschöpft ist.

Nun aber spielen die so gefütterten Ameisen (B, C und D) ebenfalls die Rolle von Fütternden, denn auch sie haben die aus dem Munde der Ameise A erhaltene Nahrung nicht vollständig für sich gebraucht, sondern einen Teil in ihrem Vormagen aufbewahrt zu weiterer Verteilung. Die Ameise B füttert eine andere Ameise E, C füttert F usw. — Derselbe Vorgang kann sich noch mehrfach wiederholen; und so sehen wir denn in kurzer Zeit das ganze Nest erfüllt mit solchen sich fütternden Paaren.

Es gibt aber im Nest noch andere hungernde Mäuler als die ausgewachsenen Ameisen, nämlich die Larven. Diese erhalten ihre Nahrung gewöhnlich in der Weise, daß die Arbeiter einen Tropfen Flüssigkeit ausbrechen und auf deren Mund fallen lassen. Nur selten wird den Larven feste Nahrung in Form von Insektenteilen vorgesetzt (vgl. Kap. III, 4 b). Es sind in der Regel nicht die auf den Nahrungserwerb ausziehenden Furagiere selbst, welche die Larven füttern, sondern besondere Individuen, welche sich ausschließlich der Brutpflege widmen und von den Furagieren die Nahrung bezogen haben.

Was wir hier in dem kleinen Beobachtungsnest gesehen, ist typisch für die Ernährungsweise der Ameisen. Durch dieses System der gegenseitigen Fütterung erwachsen der Gesellschaft große Vorteile. Denn es braucht nur ein Teil der Ameisen zum Nahrungserwerb auszuziehen, während die übrigen sich ruhig den anderen Funktionen widmen können, wie dem Nestbau und vor allem der Brutpflege. Die Vorteile dieser Arbeitsteilung werden natürlich noch wesentlich gesteigert, wenn die einzelnen Funktionen immer von denselben Individuen ausgeübt werden, da diese dadurch eine größere Fertigkeit ihrer Spezialaufgabe erreichen werden. — Diese Bedingungen sind auch

erfüllt; denn wie wir oben (Kapitel II, 4) gehört haben, sind es in der Tat meistens die gleichen Individuen, die zum Furagieren ausziehen.

Übrigens bringen diese Furagiere die Nahrung nicht immer nur als Flüssigkeit in ihrem Vormagen mit, sondern sie schaffen auch größere feste Stücke (Insektenlarven, Körner usw.) ins Nest, um sie in dieser Form ihren Genossen vorzusetzen. — Doch auch in solchen Fällen frißt (d. h. leckt) nicht jedes Individuum für sich von der Beute, sondern auch nur wieder ein Teil, während die anderen sich von diesen füttern lassen.

Die meisten Ameisen sind imstande, selbständig Nahrung zu suchen und aufzunehmen; und wenn sie sich von anderen füttern lassen, so geschieht dies nicht etwa aus der Unfähigkeit selbständiger Nahrungsaufnahme.

Es gibt aber andererseits auch Ameisen, welche *wirklich unfähig zur selbständigen Nahrungsaufnahme sind* und welche verhungern, wenn sie nicht von anderen gefüttert werden. Hierher gehören einmal die *Männchen*, die wir ja schon in mehreren Beziehungen als unglaublich dumm kennen gelernt haben und sodann verschiedene in gemischten Kolonien lebende Ameisen, wie die *obligatorischen Sklavenhalter* (Polyergus), bei denen der Freßinstinkt, infolge der langgeübten Gewohnheit sich von „Sklaven" füttern zu lassen, vollkommen degeneriert ist (vgl. Kap. VII).

Was nun die *Beschaffung der Nahrung* betrifft, so ist diese in der freien Natur nicht so einfach, wie in unserem Beobachtungsnest. Die Nahrung muß vielfach von weiter Entfernung herbeigeholt werden, was mitunter mit viel Schwierigkeiten und Gefahren verbunden ist. Es kommt dabei natürlich sehr viel darauf an, welcher Art die herbeizuschaffende Nahrung ist. Handelt es sich um pflanzliche Nahrung oder um die Exkremente von Blattläusen, so besteht die Hauptschwierigkeit für die Furagiere im Wegfinden. In solchen Fällen sehen wir daher gewöhnlich die furagierenden Ameisen, eine hinter der anderen, im Gänsemarsch aus- und einziehen; und meistens ist das Wegfinden noch dadurch erleichtert, daß besondere offene oder gedeckte Wege zu den Blattläusen usw. gebaut werden (Kap. IV C).

Wo es sich aber um Jagd auf Tiere handelt, kommen außer der Schwierigkeit der Orientierung auch noch die Gefahren des Jägers hinzu. Diese sind um so größer, je kräftiger und mutiger die Jagdtiere sind; und sodann kommt es auch darauf an, ob solitäre oder soziale Tiere gejagt werden sollen. Von diesen Momenten hängt hauptsächlich die Art, wie die Ameisen der Jagd obliegen, ab, d. h. ob sie einzeln, jede Ameise für sich, ausziehen oder in kleineren Trupps oder in geschlossenen Heeren usw. Die Myrmecocystus-Arten z. B. jagen gewöhnlich einzeln; das schließt aber nicht aus, daß zur Überwindung größerer Gegner mehrere Ameisen sich unterstützen, ebenso beim Heimschleppen großer schwerer Beutestücke. Als Beispiel für die zweite Jagdweise möchte ich Formica sanguinea anführen. In großen geschlossenen Heeren endlich jagen die Dorylinen, die Wanderameisen; sie unternehmen von ihren Wandernestern aus „ungeheure Raubzüge, bei denen sie alles Lebendige: Schwabenkäfer, Ratten, Mäuse, Spinnen usw. angreifen, tödten, zerstückeln und heimtragen. Wenn sie ein bewohntes Menschenhaus überfallen, müssen alle Bewohner es schleunigst verlassen und sie tun

das gerne, denn in wenigen Stunden wird alles Ungeziefer zerhackt und weggetragen. Kleine Kinder müssen vor den Eindringlingen geschützt und fortgenommen werden. Dafür ist das Haus dann rein und bald sind alle Ameisen mit Beute wieder verschwunden" (Forel 1898). Manche Ponerinen haben ebenfalls diese Gewohnheit in geschlossenen Heeren zu jagen, wie z. B. die indischen Leptogenys-Arten, die nach Wroughton in dieser Weise auf Termiten Jagd machen. Auch Lasius fuliginosus zieht (nach Wasmann) bisweilen geschlossen gegen andere Ameisenkolonien, um diese auszuplündern.

Die meisten Ameisen obliegen dem Nahrungserwerb bei Tage, während sie des Nachts im Nest verbleiben. Es gibt aber auch umgekehrte Fälle, wo das Furagieren nur des Nachts geschieht (z. B. Myrmecocystus melliger). Manche Ameisen machen unterirdisch Jagd, indem sie entweder Gänge in die Erde minieren oder Gewölbe bauen (Anomma, Dorylus).

Wie helfen sich die Ameisen über die mageren Jahreszeiten, in denen es an Nahrung mangelt, hinweg? Bei uns in Nord- und Mitteleuropa einfach dadurch, daß sie während dieser Zeit nichts fressen. Sie halten eine Art Winterschlaf, indem sie sich in die tiefsten Regionen des Nestes zurückziehen und sich hier ganz ruhig verhalten, um den Stoffwechsel auf ein Minimum herabzusetzen. Der „Schlaf" ist kein sehr tiefer, denn gräbt man überwinternde Ameisen aus, so sind sie sofort imstande, Bewegungen auszuführen und herum zu laufen, wenn auch zunächst nur sehr langsam.

Im südlichen Europa und in der subtropischen Region dagegen gibt es keinen Winterschlaf; die Temperatur ist zu hoch, um die Ameisen zur Ruhe kommen zu lassen. Und so sehen wir denn hier mehrere Arten, welche sich während der fetten Zeiten für die mageren (d. h. trockenen und dürren) vorbereiten, indem sie Vorräte aufspeichern. Es sind dies vor allem die „körnersammelnden" Ameisen, welche riesige Mengen Pflanzensamen in großen unterirdischen Kornkammern aufhäufen, und sodann die sog. „Honigameisen", welche während der honigreichen Zeiten eine Anzahl ihrer Genossen bis zum Platzen mit Honig vollstopfen, welcher dann von diesen für die honigarme Zeit aufbewahrt wird. Auf beide Fälle werden wir unten noch näher zu sprechen kommen.

Was nun endlich die Nahrung selbst betrifft, so verhalten sich die verschiedenen Ameisen in der Auswahl derselben recht verschieden. Die einen leben vorzugsweise von Blattlausexkrementen, die anderen von Pflanzenkost, und wieder andere vorzugsweise von Fleischkost. Und unter den Vegetarianern sowohl als den Karnivoren gibt es wieder besondere Gourmands, die eine Vorliebe für ganz bestimmte Speisen besitzen; so nähren sich gewisse Ameisen von bestimmten Pflanzensamen oder Pilzen; andere haben es wieder auf ganz bestimmte Tierarten abgesehen, so z. B. Leptogenys elongata auf einige Krustazeen (Armadillium und Oniscus), andere Arten derselben Gattung auf Termiten usw. — Jedoch sind die Ameisen meistens nicht so streng an die eine Nahrung gebunden, sondern es können die Vegetarianer gelegentlich auch zur Fleischkost übergehen, wenn es sein muß, und die Karnivoren zur Pflanzenkost. So hat z. B. Wheeler gezeigt, daß Pogonomyr-

mex imberbiculus, eine körnersammelnde Ameise, auch Fliegen frißt, wenn man sie ihr vorsetzt[1]) und sogar ihre Larven damit füttert; und Wasmann hat berichtet, daß der Blattlauszüchter Lasius fuliginosus zuweilen auch auf den Raub von Ameisenpuppen und Larven ausgeht usw. — Die große Plastizität, die uns beim Nestbau aufgefallen, zeigt sich also auch hier bei der Ernährungsweise.

Ob überhaupt Ameisen vorkommen, die unbedingt auf eine einzige ganz bestimmte Nahrung angewiesen sind, ohne die sie nicht weiterzuleben vermögen, die Frage möchte ich noch als eine offene betrachten. Die Pilzzüchter (Atta-Arten) scheinen ja allerdings auf die Pilzkost angewiesen zu sein, doch sind meines Wissens noch keine bestimmten Versuche darüber angestellt.

Mögen sich nun die verschiedenen Ameisen bezüglich ihrer Nahrung auch noch so verschieden verhalten, so stimmen sie doch in einem Punkt überein, nämlich in ihrer großen Vorliebe für Süßigkeiten. Zucker, Honig, Sirup, eingemachte Früchte, ferner süße Sekrete von Pflanzen und Tieren, süße Exkremente usw. sind weitaus den meisten Ameisen hochwillkommen. Diese Vorliebe ist es auch, welche die Ameisen in unsere Wohnungen lockt und sie uns oft recht lästig werden läßt.

2. Besonderheiten der Ernährungsweise.

Die folgenden Spezialfälle stimmen darin überein, daß sie gewissermaßen eine höhere Stufe der Ernährungsweise darstellen. Während die meisten Ameisen nur „von der Hand in den Mund" leben, handelt es sich in diesen Fällen um ein (natürlich unbewußtes) Rechnen mit der Zukunft: es werden gewisse Insekten, welche süße Exkremente ausscheiden, behütet und teilweise auch aufgezogen; es werden Vorräte (Honig oder Körner) aufgespeichert, um für die schlechten Zeiten versorgt zu sein, und es werden endlich Pilze gesät und so behandelt, daß sie nahrhafte Körperchen („Kohlrabi") produzieren.

Wir haben es hier also mit einer richtigen Viehzucht und einem richtigen Gartenbau zu tun. Die Ähnlichkeiten, die in dieser Beziehung zwischen dem Menschen- und Ameisenstaat bestehen, sind in der Tat sehr große. Es handelt sich aber doch immer nur um Analogien, und nur ganz oberflächliche Populärisatoren konnten mehr darin erblicken; die Ähnlichkeiten sind, wie schon oben erwähnt, rein äußerliche und beruhen lediglich auf Konvergenzerscheinungen, hervorgerufen durch das soziale Leben der Menschen und Ameisen. Dies dürfen wir im folgenden niemals vergessen.

a) Tierische Exkremente und Exkrete als Nahrung (Blattläuse, Lycaenenraupen usw.). Bei der großen Vorliebe der Ameisen für alles Süße ist es kein Wunder, daß sich zwischen ihnen und solchen Insekten, welche süße Exkremente oder Exkrete produzieren, Beziehungen ausgebildet haben. Ursprünglich werden diese Beziehungen sehr einfache gewesen sein, d. h. die Ameisen werden eben die betreffenden Tiere getötet und als Beute

[1]) Moggridge beobachtete Ähnliches auch bei den mediterranen Körnersammlern (Messor barbarus usw.).

heimgeschleppt haben. Allmählich aber dürfte der große Vorteil, der durch das Lebenlassen der Tiere den Ameisen erwächst, eine Hemmung des Raub- und Tötungsinstinktes hervorgerufen haben; war diese einmal geschaffen, so konnten sich die übrigen Beziehungen (Aufzucht, Schutz usw.) leicht ausbilden.

In erster Linie kommen hier die Blattläuse in Betracht. Die Beziehungen zwischen ihnen und den Ameisen sind schon seit langer Zeit bekannt. Huber berichtet darüber bereits sehr eingehend.

Fast überall, wo Blattläuse sind, finden sich auch Ameisen ein. Untersuchen wir mit einer Lupe, was die Ameisen treiben, so sehen wir sie gewöhnlich hinter den Blattläusen sitzen, deren Rücken mit den Fühlern bearbeitend. Die Blattlaus verhält sich dabei zunächst völlig ruhig; plötzlich kommt etwas Bewegung in sie, sie hebt ihren Hinterleib in die Höhe und läßt aus ihrem After einen klaren goldgelben Tropfen austreten. Auf diesen hat die dahinter sitzende Ameise gewartet; sie leckt ihn schnell und gierig auf. Der Vorgang kann sich bei der gleichen Blattlaus in kurzer Zeit öfter wiederholen; ich beobachtete wie bei einer Lasius fuliginosus-Blattlaus in etwa fünf Minuten vier Tropfen austraten. Ist eine Blattlaus ausgemolken, so geht die Ameise zu einer anderen usw., bis ihr Kropf genügend gefüllt ist. Mit deutlich aufgetriebenem Hinterleib kehrt sie in ihr Nest zurück, um den süßen Kropfinhalt dort zu verteilen.

Längere Zeit war man in dem Irrtum befangen, als ob es das Sekret der beiden am Ende des Blattlausabdomens stehenden Röhrchen sei, welches die Ameisen von den Blattläusen holten. Es steht aber heute fest, daß die Ameisen lediglich die Exkremente beziehen. Dieselben enthalten reichlich Zucker und wahrscheinlich noch andere Nährstoffe, da die Blattläuse die ihnen ununterbrochen zufließende Nahrung nur ganz unvollkommen verdauen.

Die Ameisen fördern durch ihr beständiges Kitzeln mit den Fühlern die Entleerungen der Blattläuse wesentlich; denn wenn keine Ameisen da sind, so erfolgen die Entleerungen viel seltener und auch auf andere Art: die Blattläuse schlagen dann pferdeartig aus und spritzen zugleich ihre Exkremente auf die Blätter, welche so den bekannten glänzenden Überzug, den sogenannten „Honigtau" erhalten.

Es versteht sich von selbst, daß die Ameisen solch angenehmen und nützlichen Tieren, wie die Blattläuse für sie sind, ihren Schutz zuteil werden lassen. Sie verteidigen dieselben auch nach Kräften gegen die vielen Blattlausfeinde (Coccinelliden-, Syrphiden-Larven usw.), schleppen sie, gleich ihrer Brut, bei ernsten Störungen in Sicherheit oder bauen sogar feste Wälle um sie. Auch die Eier der Blattläuse werden nicht selten in Gewahrsam und Pflege genommen, wie Huber und Lubbock beobachtet haben, und zwar nicht nur die der Wurzelläuse, sondern auch die der Blatt- und Rindenaphiden. Die Ameisen tragen die Wintereier derselben im Herbst in das Nest ein, bewahren sie hier bis zum Frühjahr, bis die jungen Läuse erscheinen und schaffen sie dann wieder nach außen auf die Nährpflanze.

Besonders intim sind die Beziehungen zwischen Ameisen und Wurzelaphiden, da diese sich ja auch stets im Nest aufhalten. Nach Wasmann

(1894) dürfen einige von diesen als streng myrmekophil angesehen werden, da sie auf die Symbiose mit den Ameisen angewiesen zu sein scheinen (z. B. die Forda- und Paracletus-Arten). Oft findet man eine große Anzahl Aphiden in einem Neste vereinigt. Dieselben sind von Ameisen beim Minieren der Galerien oder auf besonderen unterirdischen Expeditionen gesammelt und in das Nest zusammengetragen worden. Wenn der Vorrat an Blattläusen groß genug ist, brauchen die Ameisen gar nicht zum Nahrungserwerb auszuziehen; sie haben nur in ihren Blattlausstall zu gehen und die dort eingesperrten „Kühe" zu melken. Daher sieht man z. B. den Lasius flavus, der ein besonders geschickter Blattlauszüchter ist, nur selten außerhalb des Nestes herumlaufen, worauf Huber bereits hingewiesen.

Diese Erscheinung lehrt uns zugleich, daß manche Ameisen lediglich von Blattlausexkrementen leben. Es sind dies außer dem genannten Lasius flavus noch andere Lasius-Arten wie umbratus, brunneus, niger usw.; auch verschiedene Camponotus, Crematogaster und Myrmica nähren sich ausschließlich oder wenigstens zum größten Teil vom Blattlaushonig. Die Formica-Arten halten sich ebenfalls gern Blattläuse, wenn sie auch in der Hauptsache von Fleischkost leben.

Die verschiedenen Ameisen verhalten sich bezüglich der Aphidenarten, welche sie züchten, verschieden; so kultivieren nach Forel Lasius flavus und umbratus nur Wurzelaphiden, Lasius niger und alienus sowohl solche als auch Blattaphiden, Lasius fuliginosus nur Rindenaphiden usw. Doch ist es nicht selten, daß man z. B. verschiedene Arten von Wurzelaphiden bei einer Lasius-Art antrifft; Wasmann (1894) erwähnt nicht weniger als drei Forda-Arten und eine Paracletus-Art, welche bis jetzt bei Lasius flavus gefunden sind.

Eine ganz ähnliche Rolle für die Ernährung der Ameisen wie die Aphiden spielen die Cocciden, die Schildläuse. Auch sie werden von Ameisen besucht (wenn auch lange nicht so allgemein wie die Aphiden), und auch sie werden von ihren Besuchern gemolken, d. h. durch Kitzeln mit den Fühlern zur Abgabe ihrer Exkremente gereizt. Wie unter den Aphiden, scheint es auch unter den Cocciden einige Arten zu geben, welche streng myrmekophil, d. h. auf die Gesellschaft der Ameisen angewiesen sind; so findet man nach Belt und Schimper in den Nestern von Azteca instabilis stets weiße Schildläuse, welche außerhalb der Nester niemals vorkommen sollen.

Auch noch andere Hemipteren liefern durch ihre Exkremente den Ameisen Nahrung. So sollen nach Lund in Brasilien kleine Zikaden (Cercopis- und Membracis-Arten) von den Ameisen aufgesucht und gemolken werden, und Delpino beobachtete ähnliche Beziehungen in Italien zwischen Camponotus pubescens und Tettigometra virescens.

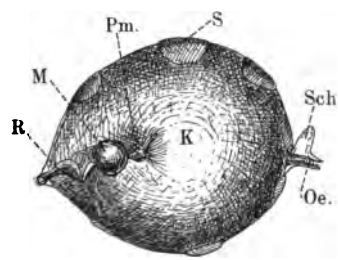
* * *

Handelte es sich bisher um die Exkremente, so werden andere Tiere ihrer Sekrete wegen von den Ameisen geschätzt. Hierher gehören vor allem die Lycaeniden-(Lepidopteren)Raupen. Wie die Aphiden, so sind einige von diesen (z. B. von Lycaena argus) stets von einer Anzahl Ameisen umgeben, welche die Raupe unablässig mit ihren Fühlern bestreicheln. Es tritt

dann auch bald ein Tröpfchen klarer Flüssigkeit aus der Raupe aus, aber nicht aus dem After, sondern aus einer kurzen Querspalte, die auf der Dorsalseite der Raupe, nahe dem hinteren Rande des drittletzten Segmentes sich befindet. Die Absonderung dieses Sekretes, das fadenziehend sein soll, geschieht nur bei der Anwesenheit von Ameisen (Thomann). Der Schutz, den die Ameisen den Raupen dafür zuteil werden lassen, besteht darin, daß sie dieselben gegen Feinde verteidigen und daß sie die vor der Verpuppung stehenden Raupen in ihr Nest schleppen, damit die völlig nackten Puppen vor Nachstellungen anderer Tiere möglichst gesichert sind.

Da das Sekret in einem sichtbaren Tropfen ausgeschieden wird, so kann es sehr wohl zur Ernährung der Ameisen dienen. Anders aber bei den sogenannten „echten Ameisengästen", welche ebenfalls ihrer Ausscheidungen wegen von den Ameisen geschätzt werden. Diese Ausscheidungen („Exsudate") treten nur in sehr geringen Mengen auf, so daß sie jedenfalls nicht zur Ernährung einer ganzen Ameisenkolonie hinreichen, besonders wenn man die geringe Anzahl solcher Gäste in einem Nest berücksichtigt. Nach den grundlegenden Untersuchungen Wasmanns dienen auch die Exsudate eher als Narcoticum zur Besänftigung der Ameisen, d. h. als Mittel für die Gäste, ungestört unter den Ameisen verweilen und ihr räuberisches Handwerk treiben zu können. Hier sind die „Gäste" der aktive Teil, der sich den Ameisen aufgedrängt und die Beziehungen eingeleitet hat, während in den übrigen Fällen (Aphiden, Lycaenen usw.) umgekehrt die Ameisen aktiv vorgingen. — Wir werden unten noch näher auf dieses Thema eingehen (Kap. VIII).

Fig. 39.



Hinterleib eines Honigträgers von Myrmecocystus melliger. *K.* vollgefüllter Kropf, *M.* Magen, *Pm.* Pumpmagen, *Oe.* Ösophagus, *R.* Rectum, *S.* Segmentplatten, *Sch.* Schuppe des Petiolus. Nach McCook.

b) Die Honigameisen. — Im Süden des Staates Colorado lebt eine Myrmecocystus-Art (M. melliger var. hortus deorum McCook), deren Arbeiterkaste einen merkwürdigen Polymorphismus aufweist: Außer den normalen Arbeitern finden sich in den Nestern stets eine Anzahl Individuen, welche durch ihren mächtig bis zum Platzen angefüllten Hinterleib sofort auffallen (vgl. Fig. 25). Es sind dies die sogenannten „Honigträger", die wir oben bereits kennen gelernt haben (Kap. II, S. 42). Wie wir dort ausgeführt, sind diese Dickleiber aus normalen Arbeitern hervorgegangen und zwar dadurch, daß ihr elastischer Kropf bis zur äußersten Grenze mit Honig vollgestopft wird. Der Kropf füllt den ganzen Hinterleib aus und drängt die übrigen Organe (Magen, Darm usw.) so in den Hintergrund, daß man zuerst sogar glaubte, das Abdomen enthielte überhaupt gar keine Organe, sondern lediglich Honig. Forel und McCook haben diesen offenkundigen Irrtum durch anatomische Untersuchung berichtigt. Beistehende Fig. 39 läßt die anatomischen Verhältnisse ohne weiteres erkennen.

Was bedeuten die Honigträger? Es sind lebende Magazine! Während die Bienen ihren Wintervorrat in besonderen Zellen aufspeichern,

benutzen unsere Myrmecocystus einfach eine Anzahl ihrer Kameraden dazu. Es ist klar, daß solche unförmig aufgetriebenen Wesen wie die Honigträger sich nicht mehr an den Arbeiten beteiligen, ja überhaupt sich kaum mehr bewegen können. So hängen sie denn die meiste Zeit ihres Lebens unbeweglich in besonderen Kammern („Vorratskammern"), welche durch eine rauhe Decke sich von den gewöhnlichen Kammern unterscheiden.

Nächtlicherweile ziehen die Furagiere im Gänsemarsch zu den Honigquellen, d. h. Gallen, welche auf Zwergeichen von einer Gallwespe (Cynips quercus-melleriae Engl.) erzeugt sind. Die Galläpfel schwitzen, so lange die darin befindliche Larve sich entwickelt, einen klaren süßen Saft aus, der sich auf der Oberfläche in kleinen Tröpfchen sammelt. Und diese sind es, auf welche die Ameisen es abgesehen haben. Ist eine Galle vollständig abgeleckt, so gehen sie zu einer anderen usw., bis sie ihren Kropf ordentlich gefüllt haben. Dann kehren sie — gewöhnlich schon gegen Mitternacht — in ihr Nest zurück, geben dort zunächst den hungernden Arbeitern, die zum Schutz usw. zurückgeblieben, etwas ab und verfüttern den Rest an die Honigtöpfe, so weit diese noch aufnahmefähig sind.

Unsere Myrmecocystus scheinen sich fast ausschließlich von dem Saft der Galläpfel zu ernähren. Im Hinblick darauf ist das Aufspeichern von Vorrat sehr angebracht, denn die Gallen schwitzen nur während der Entwickelung der Gallwespenlarve, also nur relativ kurze Zeit, Nektar aus. Wollen daher die Ameisen nicht während der übrigen Zeit hungern, so müssen sie wohl oder übel Vorräte aufsammeln. Und da sie die Kunst, wasserdichte Gefäße herzustellen (wie die Bienen), nicht besitzen, so bleibt ihnen kaum ein anderer Weg übrig, als ihre stark ausdehnungsfähigen Kröpfe als Gefäße zu benutzen.

In der mageren Jahreszeit nährt sich die ganze Gesellschaft von den in den „Honigträgern" aufgespeicherten Vorräten. Die hungrigen Arbeiter steigen hinab in die Gewölbe, an deren Decke die Dickbäuche hängen, und betasten die letzteren, welche sich durch Abgabe eines Honigtropfens erleichtern.

Die Zahl der „Honigträger" richtet sich natürlich nach der Bevölkerungsziffer der betreffenden Kolonie; in einem Nest, das mehrere tausend Arbeiter enthielt, zählte McCook gegen 600 „Honigschläuche". Das Gewicht derselben ist ebenfalls verschieden nach dem Füllungsgrade; McCook berechnete, daß etwa 1000 Stück $^1/_2$ kg Honig liefern [1]).

Außer dem hier besprochenen Myrmecocystus melliger gibt es noch einige andere Ameisen, welche ebenfalls lebende „Honigtöpfe" besitzen; Lubbock beschreibt als solche zwei australische Arten (Melophorus bagoti und

[1]) Da der Honig auch für den Menschen genießbar ist, so werden die „Honigträger" von den Eingeborenen gesammelt. Der durch Auspressen des Hinterleibes gewonnene Honig wird entweder roh gegessen, oder auch zur Bereitung eines alkoholischen Getränkes verwandt. Auch als Heilmittel spielt er bei den Eingeborenen eine Rolle, indem sie ihn als Balsam auf gequetschte und geschwollene Glieder legen. Man machte daher den Vorschlag, die Honigameisen nach Art der Bienen zu züchten, doch erwies sich derselbe als praktisch unausführbar (vgl. McCook und E. Wasmann, 1884).

Camponotus inflatus) und Forel eine südafrikanische Plagiolepis-Art (P. trimenii). Auch bei europäischen Arten hat Forel (1895) Individuen mit mächtiger Anfüllung des Kropfes und dementsprechender Auftreibung des Abdomens beobachtet, so bei Camponotus rufoglaucus v. micans Nyl. und Formica nasuta Nyl. Die betreffenden Exemplare befanden sich in der Tiefe des Nestes, waren jedoch nicht so total unbeholfen wie die Myrmecocystus-Honigträger, sondern konnten sich, wenn auch nur langsam, fortbewegen. Wir können die Reihe noch vervollständigen, wenn wir auf die aphiden- und coccidenbesuchenden Ameisen hinweisen, welche ihren Kropf häufig ebenfalls sehr stark mit Honig anfüllen, jedoch dabei sich immer noch sehr gut bewegen können, auch außerhalb des Nestes auf Blumen usw.

c) Die Körnersammler. — Die körnersammelnden Ameisen sind schon von alters her bekannt; erwähnt sie doch schon Salomo, und auch verschiedene griechische und römische Autoren erzählen von ihnen.

In den Küstenländern des Mittelmeeres sind sie eine überaus häufige und auffällige Erscheinung. Überall trifft man da lange Züge von Ameisen, die im Gänsemarsch oder in ganz schmalen Kolonnen die Wege kreuzen und von denen jede der in der Richtung zum Nest ziehenden mit einem Samenkorn beladen ist. Folgt man diesen nach, so sieht man sie nach kürzerem oder längerem Marsche in ihrem unterirdischen Nest, das meist in sonnigem Terrain gelegen und durch einen den Eingang umgebenden Erdkrater gekennzeichnet ist, verschwinden. Eine Ameise nach der anderen taucht mit Körnern beladen in die Erde unter, um aber bald wieder „mit leeren Händen" auf der Oberfläche zu erscheinen und von neuem zur Ernte auszuziehen.

Untersuchen wir das Nest, so müssen wir oft lange graben, um zu den Körnern zu gelangen. Denn diese sind nicht etwa im ganzen Nest in den Gängen und Galerien zerstreut, sondern sind säuberlich in bestimmten besonders großen Kammern („Vorratskammern", „Korngewölbe") untergebracht. Es ist erstaunlich, welche Mengen von Körnern hier oft aufgestapelt sind; ich habe bei Biskra (alger. Sahara) manchmal zwei Hände voll Getreidekörner aus einem einzigen Nest geerntet. Da versteht man, daß im Talmud Regeln darüber festgelegt sind, wem die in den Ameisennestern aufgespeicherte Getreidemenge zuzusprechen ist.

Die hauptsächlichsten Körnersammler der Mittelmeerländer gehören der Gattung Aphaenogaster, speziell dem Subgenus Messor an. Als die klassische salomonische Ernteameise ist der Aph. (Messor) barbarus L. mit seinen verschiedenen Rassen (v. ägyptiacus Em. und v. striaticeps André) anzusehen; ferner kommen noch Aph. (Messor) structor und arenarius Fl. als typische Körnersammler in Betracht.

Mit den beiden ersteren (barbarus und structor) hat Moggridge sehr eingehend sich beschäftigt und darüber eine umfangreiche Monographie veröffentlicht (vgl. Literatur).

Nach seinen Berichten sammeln diese Ameisen nicht nur die ausgefallenen Samenkörner, sondern sie erklettern auch die Pflanzen und schneiden hier die der Reifung nahen Samen ab. Auch Messor arenarius, welchen Forel in

Südtunis beobachtete, erntete fast ausschließlich auf solche Weise. Bezüglich der Pflanzenarten sind die mediterranen Körnersammler wenig wählerisch; sie tragen von fast allen Pflanzen, die in der Umgebung des Nestes stehen, Samen ein. Moggridge zählt nicht weniger als 28 Pflanzenarten auf, deren Samen er in den Nestern von Messor barbarus und structor gefunden, und bemerkt dabei, daß die Zahl erheblich vermehrt würde, wenn er auch die Samen, welche er die Ameisen einschleppen sah (die er aber im Nest nicht auffinden konnte) mitrechnen würde.

Nicht immer holen sich die Ameisen ihre Sommervorräte direkt von den Pflanzen, sondern sie nutzen jede Gelegenheit aus, die ihnen eine bequemere Ernte ermöglicht; wo z. B. Getreidemagazine in der Nähe sind, besuchen sie einfach diese und füllen von hier aus rasch und leicht ihre Vorratskammern. Auch durch Raubzüge setzen sie sich mitunter in Besitz der nötigen Vorräte, indem sie in die Nester anderer Ernteameisen eindringen und deren Vorratskammern ausplündern, gleichwie ja auch die Bienen nicht selten den Honig fremder Völker stehlen.

Was nun die weitere Behandlung der Körner betrifft, so werden diese, nachdem sie eingetragen sind, gereinigt und geschält. Die leeren Hülsen werden nach außen geschafft, wo sie die Umgebung des Nesteinganges bedecken, während die Körner, wie oben schon gesagt, in besonderen Kammern zusammengetragen werden; hier bleiben die Samen so lange aufgespeichert, bis die Ameisen ihrer zur Nahrung bedürfen. Auffallend dabei ist die Tatsache, daß die Samen während der ganzen Lagerzeit nicht zur Keimung kommen, obwohl sie vollkommen entwickelungsfähig bleiben. Moggridge glaubt, daß die Ameisen durch eine besondere unaufgeklärte Behandlungsweise der Samen die Keimung zu verhindern vermöchten, während André u. a. der Ansicht sind, daß sie dies einfach durch möglichste Trockenhaltung erreichten. Letzteres erscheint sehr plausibel; und, wenn wir auf dem Boden dieser Anschauung stehen, so verliert auch die Tatsache, daß die Ameisen die Samen nach Wunsch keimen lassen können, an Unverständlichkeit. Sie brauchen, um die Keimung zu bewirken, die Samen nur anzufeuchten.

Dies tun sie jedesmal, bevor sie dieselben verzehren wollen; denn durch die Keimung verwandelt sich die Stärke in Zucker, welcher den Ameisen besonders zusagt. Moggridge beobachtete ferner, daß die Ameisen zunächst die hervorsprossenden Keimchen abnagten, dann die Samen an die Sonne zum Trocknen brachten und sie endlich wieder in das Nest schafften, wo sie verzehrt wurden. Die Samen machen dadurch eine Art Malzprozeß durch.

Daß die Vorräte, wenn sie zu feucht geworden, aus den Kammern an die Oberfläche geschafft und da getrocknet werden, ist schon mehrfach auch bei anderen Körnersammlern beobachtet worden.

Die verschiedenen Funktionen, welche das Geschäft des Erntens usw. erfordert, werden von verschiedenen Individuen nach dem Prinzip der Arbeitsteilung übernommen, worauf schon Lespès aufmerksam machte. Die einen schneiden die Samen ab, die anderen tragen dieselben zum Nest, wieder andere nehmen sie diesen ab und schleppen sie zu den Vorratskammern und auch

hier sind wieder besondere Individuen, welche die Samen einordnen usw. Die letztere Kategorie zeichnet sich auch morphologisch vor den übrigen aus und zwar durch besondere Kleinheit, wie Forel (1880) wenigstens bei Messor structor festgestellt hat. Sie scheinen das Nest niemals zu verlassen, sondern sich ausschließlich mit Hausarbeiten zu beschäftigen. Wir dürfen vermuten, daß den Zwergen die Behandlung der Samen obliegt, d. h. deren Keimung zu verhindern oder vielleicht auch die jungen Keime abzunagen, nach Analogie der Zwerge bei den gleich zu besprechenden Pilzzüchtern.

Die Zeit des Erntens ist natürlich verschieden und richtet sich ganz danach, wann in dem betreffenden Lande die magere Zeit ist. In der Wüste ist es der Sommer mit seiner großen Dürre, in Südfrankreich der Winter; daher findet man in Südtunis und Algier die Aphaenogaster im Frühjahr beim Erntegeschäft, in Südfrankreich dagegen im Herbst.

Außer den bisher genannten Messor-Arten gibt es noch eine ganze Reihe anderer Ernteameisen (Pheidole, Tetramorium usw.). Am häufigsten sind dieselben in der subtropischen Region zu Hause. Wir kennen Fälle, wo ein und dieselbe Art im Süden regelmäßig große Samenvorräte einträgt, im Norden dagegen dies unterläßt. So legt z. B. Tetramorium caespitum in Algier regelmäßig große Kornkammern an, bei uns dagegen tritt dieser Instinkt nur gelegentlich und in schwachem Maße auf. Im heißen Sommer 1904 traf ich in Straßburg mehrfach Samenvorräte in Tetramorium-Nestern an, während mir dies in früheren Jahren nicht aufgefallen ist; auch Emery und Janet beobachteten nicht selten diese Erscheinung. Nach letzteren Autoren trägt auch Lasius niger zuweilen Samen in sein Nest ein.

Diese Fälle des gelegentlichen Körnersammelns sind besonders wertvoll für das Verständnis der typischen Körnersammler, indem sie uns die Anfänge zeigen, aus denen der hohe Ernteinstinkt der Messor sich entwickelt hat.

Auch die Neue Welt hat ihre Ernteameisen und zwar ebenfalls hauptsächlich in der subtropischen Region; die berühmtesten unter ihnen sind die verschiedenen Pogonomyrmex-Arten: occidentalis, crudelis, und barbatus v. molefaciens [1]). Sie verhalten sich bezüglich der Erntegewohnheiten ganz ähnlich wie die Messor-Arten. Die hauptsächlichste Eigentümlichkeit, welche die amerikanischen Ernteameisen auszeichnet, besteht in der Gewohnheit, alle Pflanzen über ihren Nestern in einem ziemlichen Umkreis auszurotten, so daß die Nester vollkommen kahl und unbeschattet sind. Der Zweck dieser Gewohnheit dürfte der sein, die Nester einer möglichst intensiven Insolation auszusetzen, um eine das Keimen der aufgespeicherten Samenvorräte verhindernde Trockenheit zu erzielen [2]).

Eine besondere Berühmtheit unter den obigen Arten erlangte Pogon. barbatus v. molefaciens. Nach Lincecums Bericht, welcher zuerst durch Ch. Darwin veröffentlicht wurde, soll nämlich diese Ameise beim Abgrasen der Nestumgebung eine einzige Pflanze, Aristida stricta, verschonen, weil

[1]) Die Biologie derselben ist ausführlich in den Schriften von Mc Cook (siehe Literatur) behandelt.

[2]) Die Messor-Arten haben das Abgrasen nicht nötig, da sie ihre Nester von vornherein gewöhnlich in vollkommen kahlem, trockenem Terrain anlegen.

diese ihr besonders zusagende Samen liefert. Ja sie soll das genannte Gras („Ameisenreis") sogar direkt aussäen und großziehen, weshalb man sie auch als die „ackerbautreibende Ameise" bezeichnet hat.

Nach Wheelers neuesten Untersuchungen (1902) gehört aber diese Geschichte in das Reich der Fabel. Denn es finden sich viele Kolonien der genannten Ameise ohne Aristida-Kulturen, ja weit entfernt von jeder Vegetation, und sodann ist es nicht richtig, daß beim Straßenbau die Aristida verschont wird, während alle andere Pflanzen ausgerottet würden, sondern dies „Ameisengras" wird ebenso wie jede andere im Weg stehende Pflanze vernichtet. Die Aristida-Kulturen, die man zuweilen bei den Nestern antrifft, sind lediglich als ein zufälliges Nebenprodukt zu betrachten, welches dadurch entsteht, daß die Ameisen die zu früh keimenden Körner aus den Vorratskammern entfernen und vor das Nest schaffen.

d) Die Pilzzüchter. — Die höchststehende Ernährungsart der Ameisen finden wir bei den sogenannten „Pilzzüchtern". Denn hier handelt es sich um Produkte, welche in der freien Natur gar nicht vorkommen, sondern von den Ameisen direkt gezüchtet werden, gleichwie die Menschen besondere Kulturpflanzen (Gemüse usw.) ziehen. Die Analogie mit den menschlichen Handlungen ist hier wohl am frappantesten.

Schon lange weiß man aus den Reiseberichten verschiedener Naturforscher, daß in Südamerika gewisse Ameisen vorkommen, welche in langen Zügen auf Bäume und Sträucher ziehen und dort aus den Blättern halbkreisförmige bis kreisförmige Stücke ausschneiden, welche sie dann in ihr Nest schleppen (s. unten Fig. 60 A und B). Diese Ameisen, welche wegen der geschilderten Gewohnheit auch als „Schleppameisen" oder „Schlepper" bezeichnet werden, gehören samt und sonders in die Gruppe der Attini. Man konnte sich zunächst keine befriedigende Erklärung darüber geben, wozu denn eigentlich diese vielen Blätter eingetragen würden; man vermutete, daß die verarbeiteten Blätter lediglich als Baumaterial dienten, oder daß durch sie eine größere Wärme erzeugt werden sollte usw., bis Belt zum erstenmal die Ansicht aussprach, daß die Ameisen die Blätter zur Düngung eines Pilzes benutzten, und bis es Möller gelang, diese Anschauung klipp und klar zu beweisen. Möller stellte seine klassischen Untersuchungen in Blumenau in Brasilien an und zwar in erster Linie an den dort vorkommenden Acromymex-(Untergattung von Atta)Arten. Die eingeschleppten Blätter werden von den großen Individuen zerkleinert und zermalmt zu einem Brei, womit dann ein badeschwammartiger Körper, der labyrinthartig von Gängen und Kammern durchzogen, aufgebaut wird. Dieser schwammartige Körper, der in große Hohlräume (in der Erde oder in alten Bäumen) eingebaut ist, stellt das eigentliche Nest dar, in welchem die Brut, die Geschlechtstiere usw. sich befinden.

Die Blattmasse, aus der das Labyrinth besteht, ist ganz durchsetzt von dem Mycel eines Pilzes, aus welchem stellenweise kleine kugelige Anschwellungen hervorragen. Diese kleinen stark eiweißhaltigen Körperchen, die Möller als „Kohlrabi" bezeichnete, sind es, auf welche es die Ameisen abgesehen haben und welche ihre ausschließliche Nahrung darstellen. Sie sind ein Züchtungsprodukt der Ameisen; denn werden die Ameisen vom Pilz-

garten herausgefangen, so entstehen an Stelle der Kohlrabi lange Luftmycelien, so daß das ganze Nest in kurzer Zeit angeschimmelt erscheint. Dieser Bildung von Luftmycelien arbeiten die Ameisen entgegen, indem eine Schar der kleinsten Arbeiter Tag und Nacht damit beschäftigt ist, die vorsprossenden

Fig. 40 A.

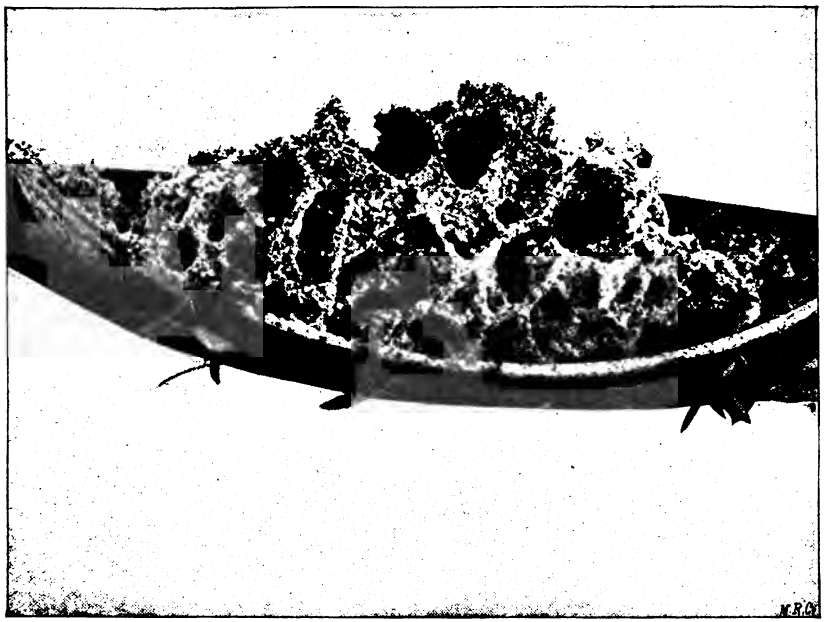
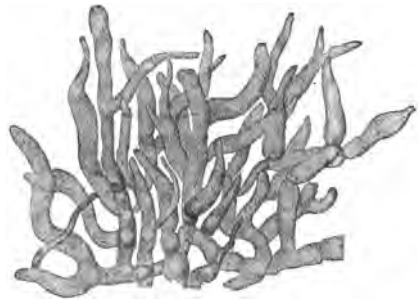


Fig. 40 B.

Fig. 40 C.



A In der Gefangenschaft innerhalb dreier Tage auf einem Teller erbauter Pilzgarten der Schlepperameise. B Kohlrabi von Rhozites gongylophora Möll. C Kohlrabi des Pilzes von Cyphomyrmex strigatus. (Nach Möller aus Schimper.)

Mycelien abzubeißen. Durch das ständige Entfernen der Luftmycelien wird eine Änderung der Pilzvegetation, die Bildung der Kohlrabi bewirkt. Die Gärtnerarbeit besteht aber nicht nur in dem beständigen Abbeißen jener Luftmycelien, sondern auch in der Ausrottung von Unkraut (Schimmelpilzen),

denn außer dem Kohlrabi produzierenden Pilz, welchen Möller als Rhozites gongylophora [1]) beschrieben, kommt kein anderer Pilz in dem Neste vor, was um so auffallender ist, als doch mit jedem Blatt eine Unmenge verschiedener Sporen eingetragen werden.

Das Blattmus verliert natürlich mit der Zeit seine Nährkraft; es wird dann vom Pilzgarten abgerissen und in Form von braunen Kügelchen nach außen geschafft, worauf die Lücke durch eine neue Blättermasse ausgefüllt wird. In diese werden dann nach Göldi von den kleinsten Arbeitern sofort

Fig. 41.

Fig. 42 A.

Fig. 42 B.

Fig. 42 C.

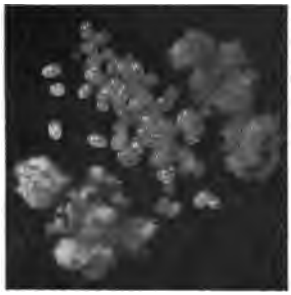


Fig. 42 D.

Fig. 41. Halbschematischer Sagittaldurchschnitt durch den Kopf eines Atta-Weibchens kurz nach dem Verlassen des elterlichen Nestes. Nach Jakob Huber.

Fig. 42. A Eier und Pilz 2 × 24 Stunden nach dem Hochzeitsflug. B Eier und Pilz 3 × 24 Stunden nach dem Hochzeitsflug. C Eier und Pilz 7 × 24 Stunden nach dem Hochzeitsflug. D 10 Tage alter Pilzgarten. Nach Jakob Huber.

Büschel von Mycelfäden eingesteckt, so daß die neuen Partien bald ein schneeiges Aussehen wie die alten zeigen.

Der Pilz ist, wie es scheint, für die meisten Atta-Arten Lebensbedürfnis; und da derselbe nur in den Ameisennestern vorkommt, so muß er bei Neugründung von Kolonien von den alten Nestern in die neuen verpflanzt werden. Dies geschieht, wie zuerst v. Ihering gezeigt hat (s. Kap. III)

[1]) Was die Stellung des Atta-Pilzes im System betrifft, so konnte diese nur dadurch bestimmt werden, daß zufällig im Freien auf den Atta-Nestern zu wiederholten Malen die höchste Fruchtform entdeckt worden ist. Es ist dies ein stattlicher Hutpilz, der im System in die Nähe der Amaniten zu stellen ist.

dadurch, daß die Königin in ihrer Infrabuccaltasche etwas von dem Pilz auf ihren Hochzeitsflug mitnimmt (Fig. 41).

Neuerdings hat Jakob Huber in Para eingehende Untersuchungen darüber angestellt und die Angaben v. Iherings bestätigt. Die mitgebrachte Pilzmasse wird, sobald das Weibchen sein neues Heim bezogen, ausgebrochen; und es dauert nicht lange, daß aus dem winzigen Flocken ein ansehnlicher Pilzgarten entsteht, wie aus den beigegebenen photographischen Aufnahmen Hubers zu ersehen ist (Fig. 42 A bis D). — v. Ihering und Göldi nahmen an, daß zerquetschte Eier als Nährsubstrat für den Pilz dienen, während dagegen Huber nachwies, daß zur Düngung die flüssigen Exkremente der Ameisen verwendet werden. Die Königin verfährt dabei aber nicht etwa so, daß sie einfach ihre Entleerungen auf die Pilzmasse fallen läßt, sondern geht dabei viel gründlicher, aber auch viel umständlicher zu Werke: sie reißt mit ihren Kiefern ein kleines Stück aus dem Pilzgarten heraus und führt dasselbe gegen die Spitze des Abdomens. Zur gleichen Zeit tritt aus dem

Fig. 43 A. Fig. 43 B.

Düngung des Pilzgartens. A Die Mutterameise führt den Pilzflocken zum After. B Die Mutterameise fügt den gedüngten Pilzflocken dem Pilzgarten wieder ein. Momentphotographie nat. Größe. Nach Jakob Huber.

After ein gelblicher oder bräunlicher klarer Tropfen, welcher mit dem Pilzflocken aufgefangen wird (Fig. 43 A). Darauf wird dieser unter fortwährendem Befühlen wieder in den Pilzgarten eingefügt (und zwar meist an einer anderen Stelle als wo er herausgenommen wurde) und mit den Vorderfüßen angedrückt (Fig. 43 B). Diese Prozedur wird sehr häufig vorgenommen; J. Huber beobachtete sie gewöhnlich ein- bis zweimal in der Stunde.

Die häufigen Darmentleerungen, die zur Düngung des Pilzes nötig sind, setzen natürlich voraus, daß dem Darm stets Material zugeführt wird. Dieses nimmt die Königin, wie ebenfalls Jakob Huber berichtet, in Form von Eiern auf; denn die wenigsten der gelegten Eier kommen zur Entwickelung, nicht weniger als etwa 90 Proz. werden von der Mutter wieder aufgefressen!

Sobald nun einige Arbeiter erschienen, wird die Pflege des Pilzgartens zwischen der Mutterameise und den Arbeiterinnen geteilt. „Die erstere fährt fort den Garten in gewohnter Weise zu düngen, indem sie einzelne Flocken abreißt und zum After führt. Aber auch die jungen Arbeiterinnen düngen den Pilzgarten, indem sie einfach ihre Exkremente in Form von kleinen gelblichen Tröpfchen auf ihn fallen lassen. Es ist drollig, zu sehen, wie sie darauf sorgfältig die betreffende Stelle befühlen und wie bisweilen

auch die Mutterameise herzukommt und befriedigt von der getanen Arbeit Notiz nimmt, indem sie die Stelle ebenfalls betastet und den Pilz ringsumher flüchtig beleckt. Außerdem fangen die jungen Arbeiterinnen jetzt an, kleine Mycelflöckchen auf die frisch gedüngten Stellen zu transportieren, so daß der sich erhöhende Rand des Pilzgartens stellenweise aus kleinsten Flöckchen aufgebaut erscheint. Durch die vereinte düngende Tätigkeit der Königin und der Arbeiter nimmt der Durchmesser des Pilzgartens bisweilen noch etwas zu, übersteigt aber wohl selten 2,5 cm."

Erst nach 8 bis 10 Tagen, wenn von den kleinen Arbeitern ein Ausgang aus dem Kessel gebahnt ist, beginnt das Blattschneiden und die Änderung der Düngungsweise, und damit zugleich der Aufbau des definitiven Pilzgartens, welcher eine ganz enorme Ausdehnung erlangen kann. Forel entdeckte in Kolumbien einen solchen von 1 m Höhe und 5 bis 6 m im Umfang.

Der hochentwickelte Gärtnereiinstinkt, wie ihn die Acromyrmex und die großen Atta-Arten zeigen, tritt nicht unvermittelt auf. Forel (1902) zeigte vielmehr, daß eine ganze Reihe Übergänge und Abstufungen existieren, die uns für die Ausbildung jenes hohen Instinktes eine Erklärung geben. Fast alle Attini bauen Pilzgärten, doch sind diese keineswegs immer so vollkommen wie die oben beschriebenen, sondern verhalten sich nach den Gattungen und Arten recht verschieden, sowohl bezüglich des Nährsubstrates als auch bezüglich des Pilzes und seiner Produkte. Trachymyrmex, die niederste Untergattung der Gattung Atta, schneidet nur wenige Blumenblätter und sammelt auch anderes Material zum Pilzgarten. „Die Apterostigma und einige Cyphomyrmex sammeln nur noch Raupenkot, Stärkestückchen und andere ähnliche organische Stoffe, züchten einen anderen Pilz und bauen überhaupt viel unvollkommenere Pilzgärten. Ja, Möller hat festgestellt, daß von zwei Apterostigma-Arten, welche den gleichen Pilz züchten, die eine (A. wasmanni) schönere und vollkommener geformte Kohlrabi zustande bringt, als die andere (A. pilosum). In der Gattung Cyphomyrmex bilden verschiedene Arten rudimentäre Pilzgärten, ähnlich, aber weniger gut als die Apterostigma. Einzelne Arten aber bilden nur temporäre (Wheeler) und gar keine Pilzgärten." „Bedenkt man ferner, daß die mit Cyphomyrmex zunächst verwandten Dacetii meistens unter morscher Baumrinde oder im Humus, im detritusreichen Waldboden leben und dort beständig mit Pilzen und Schimmel in Berührung kommen, die sie offenbar als Nahrung gebrauchen, so ist eine fast ununterbrochene Kette gegeben, welche die allmähliche Entwickelung des Pilzgärtnereiinstinktes erklärt."

Literatur.

André, Ernest, Les Fourmis. Kap. X, XII u. XIV.

Belt, F., The Naturalist in Nicaragua. London 1874.

Emery, C., Zur Biologie der Ameisen in Südeuropa. In: Biol. Zentralbl. 11, 165 bis 180; 1891.

Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse. Vme Partie, 25 et 34.

Forel, Aug., Études Myrmécologiques en 1875. (Moeurs du Brachymyrmex Heeri Forel, complétements à sa déscriptions (♀ et ♂) et notices anatomo-physiologiques sur les Coccides.

Forel, Aug., Eine myrmekologiſche Ferienreiſe nach Tuneſien und Oſtalgerien. In: „Humboldt" 9, 296 ff., 1890. (Enthält Angaben über „Körnerſammler".)

Forel, Aug., Une nouvelle Fourmis melligère. In: An. Soc. Ent. Belg. 39, 429; 1895.

Forel, Aug., Die Ameiſe. In: Die Zukunft. 2. April 1898.

Forel, Aug., Ebauche sur les moeurs des fourmis de l'Amérique du Nord. In: Riv. di Scienze Biol. 2. Como 1900.

Forel, Aug., Beiſpiele phylogenetiſcher Wirkungen und Rückwirkungen bei den Inſtinkten und dem Körperbau der Ameiſen uſw. In: Journ. f. Phyſiol. und Neurol. 1, 99 bis 110; 1902.

Forel, Aug., Einige biologiſche Beobachtungen des Herrn Prof. E. Göldi an braſilianiſchen Ameiſen. In: Biol. Zentralbl. 25, 170 bis 181; 1905.

Göldi, E., Beobachtungen über die erſte Anlage einer neuen Kolonie von Atta cephalotes. In: Compt. rend. 6me Congr. intern. Zoologie. Bern 1904.

Huber, Jakob, Über die Koloniegründung bei Atta sexdens. In: Biol. Zentralbl. 25, 606 bis 619 und 625 bis 635; 1905.

Huber, P., Les Fourmis Indigènes. Kap. VI.

Janet, Charles, Observations sur les Fourmis p. 51. Limoges 1904. (Graines dans les nids de *Tetramorium* et de *Lasius*.)

Jhering, H. v., Die Ameiſen von Rio Grande do Sul. In: Berl. ent. Zeitſchr. 1895, S. 321 bis 446.

Jhering, H. v., Die Anlage neuer Kolonien und Pilzgärten bei Atta sexdens. In: Zool. Anzeiger 21, 238 bis 245.

Lincecum, Gideon, On the Agricultural Ant of Texas. In: Proc. Acad. Nat. Scienc. Phil. 17, 323 ff., 1866.

Lespès, Ch., Conférence sur les Fourmis. In: Rev. des cours scientifiques 1866.

Lubbock, Sir John, Ameiſen, Bienen und Weſpen. 2., 3. u. 4. Kapitel.

McCook, H. Chr., The Natural History of the Agricultural Ant of Texas. Philadelphia 1880.

McCook, H. Chr., The Honey-Ants of the Garden of the Gods uſw. Philadelphia 1882.

Moggridge, J. Tr., Harvesting Ants and Trap-Door Spiders. London 1873.

Möller, Alfred, Die Pilzgärten einiger ſüdamerikaniſcher Ameiſen. Jena 1893.

Sykes, W. H., Descriptions of new Species of Indian Ants. In: Trans. Ent. Soc., London 1834. (Enthält die erſten wiſſenſchaftlichen Angaben über das „Körnerſammeln".)

Thomann, Hans, Schmetterlinge und Ameiſen. Inaug.-Diſſert., Chur 1901.

Wasmann, E., Die Honigameiſe des Göttergartens. In: Stimmen aus Maria Laach 1884, S. 275 bis 285.

Wasmann, E., Kritiſches Verzeichnis der Myrmekophilen uſw. Berlin 1894, S. 186 ff.

Wasmann, E., Lasius fuliginosus als Raubameiſe. In: Zool. Anzeiger 22, 85 bis 87; 1899.

Wheeler, W. M., A new agricultural Ant from Texas. with remarks on the known north-american species. In: Amer. Naturalist 35, 87—100; 1902.

Wheeler, W. M., A Crustacean-eating Ant (*Leptogenys elongata Buckl.*) In: Biol. Bull. 6, No. 6, 251—259; 1904.

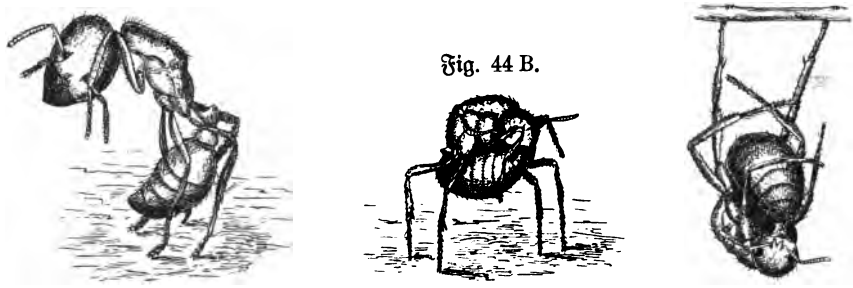
Sechstes Kapitel.

Verschiedene Lebensgewohnheiten.

1. Reinigung.

a) Persönliche Reinigung. Die Ameisen sind ungemein reinliche Tiere. Der Reinlichkeitssinn ist in dem sozialen Leben begründet. Denn das gegenseitige Erkennen, die gegenseitigen Mitteilungen usw., worauf doch das ganze Zusammenleben beruht und wovon das richtige Funktionieren des Staatsorganismus abhängt, wird durch Organe des Chitinskelettes (Tastborsten, Geruchsgruben usw.) vermittelt. Sind diese mit Staub bedeckt oder gar mit einer Schmutzkruste überzogen, so ist der Hauptkontakt des betreffen-

Fig. 44 A. Fig. 44 B. Fig. 44 C.



Verschiedene Stellungen bei der „Toilette". Nach Mc Cook.

den Individuums mit den übrigen Staatsmitgliedern unterbrochen oder wenigstens stark abgeschwächt. Reinlichkeit ist somit geradezu Bedingung des Gesellschaftslebens der Ameisen.

Das wichtigste Organ der Vermittelung zwischen den Mitgliedern der Gesellschaft sind die Fühler. Darum sind diese auch Gegenstand besonders peinlicher Pflege. Und es kann uns nicht wundernehmen, daß sogar ein besonderer Apparat zur Reinigung der Fühler ausgebildet ist, das ist der tibiotarsale Putzapparat. Derselbe ist oben (Kap. I, 2) des näheren beschrieben und abgebildet; er dient übrigens nicht ausschließlich für die Fühler, sondern wird auch zur Reinigung des Kopfes, der Palpen, Mandibeln usw. benutzt.

Von Zeit zu Zeit muß der Apparat selbst einer Reinigung unterworfen werden; dies geschieht dadurch, daß die Vorderbeine durch die Mundteile gezogen werden, wo ebenfalls Kämme zur Reinigung (an den Maxillen) vorhanden sind.

Das Reinigungsgeschäft ist damit nicht beendet: Der ganze übrige Körper, die Ober- und Unterseite der Brust und des Abdomens müssen ebenfalls geputzt werden, wenn anders das Zusammenleben nicht beeinträchtigt werden soll. Die Ameisen suchen sich daher auch, so gut es geht, überall zu reinigen, indem sie dabei die verschiedensten, mitunter recht komischen Stellungen einnehmen (Fig. 44). Wo sie mit ihren Mundteilen nur hinkommen können, da lecken sie sich sauber; besonders eingehend behandeln sie die Spitze des Abdomens, welches sie immer und immer wieder belecken, zumal wenn es eierlegende Individuen betrifft. Ist die Bauchseite beschmutzt, so suchen sie durch Rutschen auf dem Bauche den Schmutz abzustreifen.

Mögen sich aber die Ameisen noch so krümmen und wenden, so bleiben ihnen doch einige Stellen des Körpers, vor allem die Rückenpartien, unerreichbar. Sie sind daher auf gegenseitige Hilfe angewiesen, die sie sich auch in reichlichem Maße zuteil werden lassen. Beinahe überall und immer kann man sich gegenseitig putzende (d. h. beleckende) Ameisen sehen. Besonders gründlich werden die Weibchen gereinigt: stets sind diese von einer ganzen Anzahl Ameisen umgeben, die sich darin nicht genug tun können[1]).

Die Reinigungsprodukte werden in der Infrabuccaltasche abgeladen und dort zu kleinen rundlichen Körperchen zusammengeballt, als welche sie dann ausgeworfen werden (Janet).

b) Reinigung der Brut. Der Reinigungstrieb beschränkt sich nicht nur auf die ausgewachsenen Individuen, sondern äußert sich mindestens ebenso in betreff der heranwachsenden Nachkommenschaft; werden doch auch die Eier und Larven stets mit der größtmöglichen Sorgfalt reingehalten. Kein Stäubchen ist auf ihnen zu entdecken, obwohl sie doch viel herumgeschleppt werden und fortwährend mit Erde in Berührung kommen. Es ist keine kleine Arbeit, die Eier und Larven, welche infolge ihrer klebrigen oder haarigen Oberfläche die reinen Schmutzfänger sind, sauber zu halten, und wir verstehen daher auch, warum die Brut fast ununterbrochen beleckt wird.

c) Reinigung des Nestes. Nicht minder groß ist die Sorge der Ameise für die Reinhaltung des Nestes. Nichts, was nicht in das Nest gehört und für das Leben von Bedeutung ist, wird darin geduldet. Alle Speisereste und Abfälle, wie die chitinigen Teile der Beutetiere, die Schalen der gesammelten Körner, die Puppenhäute usw. werden entweder aus dem Nest geschafft oder in abseits gelegene Teile des Nestes gebracht und dort angehäuft[2]).

---

[1]) Übrigens dürfen wir das „Belecken" nicht ausschließlich auf das Bestreben zu reinigen zurückführen, sondern zum Teil sind es Hautsekrete, welche zum Lecken reizen. Daß solche Sekrete ausgeschieden werden, geht einmal aus den Hautdrüsen der Ameisen (Janet) hervor, und sodann aus der Tatsache, daß einige Ameisengäste ((Oxysoma, Myrmecophila) ausschließlich oder zum größten Teil durch Belecken der Ameisen ihren Lebensunterhalt sich verschaffen.

[2]) Dabei zeigen die Ameisen mitunter eine erstaunliche Hartnäckigkeit in der Verfolgung ihres Zieles, wie ein von R. Semon (Im austral. Busch, S. 161) berichteter Fall beweist. Genannter Forscher legte ein Stück Cyankali auf ein Ameisennest. Die Bewohner desselben machten sich sofort daran, das Gift zu entfernen, und obwohl eine Anzahl Arbeiter dabei zugrunde gingen, so ließen sie doch nicht eher davon ab, als bis das todbringende Stück vom Nest fortgeschafft war.

Wo ein Hinausschaffen des unliebsamen Gegenstandes nicht möglich ist, da helfen sich die Ameisen auf andere Weise, indem sie nämlich den Fremdkörper mit Erde bedecken und ihn dadurch unschädlich machen. So wurde z. B. ein Molch, welchen Wasmann in ein Nest von Formica sanguinea gesetzt hatte, in kurzer Zeit völlig eingemauert [1]).

Auf diesen Gewohnheiten beruhen auch die sogenannten „Begräbnisse" der Ameisen, über welche unglaublich viel phantasiert wurde. Diese „Begräbnisse" und die „Friedhöfe" resultieren einfach daraus, daß die Ameisen ihre Toten gleichwie die Abfälle aus dem Nest schaffen und sie auf bestimmte Plätze, auf welchen der Abfall abgeladen wird, zusammentragen und zuweilen auch mit Erde bedecken. Und wenn von einigen Beobachtern berichtet wird, daß die Leichen in schöner Ordnung reihenweise hingelegt werden, so handelte es sich hier um Phantasie oder um Zufall. Ich wenigstens habe noch niemals von einer solchen Ordnung auf den „Friedhöfen" der Ameisen etwas bemerken können.

Auch die berühmten „Brückenbauten", die so oft als unzweideutige Beweise für die hohe Intelligenz der Ameisen angeführt werden, gehören hierher. Nach den Angaben verschiedener Autoren sollen nämlich die Ameisen Leimringe usw., die zum Schutz gegen Raupenfraß an Bäumen angelegt werden, dadurch überwinden, daß sie Sand darauf bringen und so eine gangbare Brücke darüber schlagen.

Wasmann hat nun gezeigt, daß der Sand nicht in der Absicht, eine Brücke zu bauen, auf die klebrigen oder feuchten Hindernisse gebracht wird, sondern daß dem Vorgang lediglich der große Reinlichkeitssinn der Ameisen zugrunde liegt, d. h. die Gewohnheit, übelriechende oder klebrige Stoffe, die nicht aus dem Nest geschafft werden können, einfach mit Erde zu bedecken. Das Experiment, das Wasmann machte, ist folgendes:

In einer mit Wasser gefüllten Uhrschale, die in ein Form. sanguinea-Nest gesetzt wird, befindet sich eine Insel, auf welcher Puppen liegen; nach einiger Zeit haben die Ameisen zu der Insel eine „Brücke geschlagen", indem sie Sand in die Uhrschale warfen. Es schien damit ein Beweis für die Überlegungsfähigkeit der Ameisen gegeben —, wenn nicht bei einem Kontrollversuch dieselben Ameisen auch dann Brücken geschlagen hätten, als sich gar keine Insel mit Puppen in dem Uhrglase befanden, sondern die Schale einfach mit Wasser gefüllt war. „Wir dürfen daraus schließen, daß die Ameisen auch das erstemal nicht die Absicht verfolgten, eine Brücke zu bauen, sondern bloß die unangenehme Feuchtigkeit zu beseitigen, die ihnen den Weg versperrte [2])."

---

[1]) Die Bienen verfahren bekanntlich ganz ähnlich mit übelriechenden, faulenden Fremdkörpern! Nur benutzen sie nicht Erde zum Inkrustieren, sondern harzige Stoffe, das sogenannte Vorwachs (Propolis).

[2]) Nach den Angaben verschiedener Autoren sollen die Wanderameisen (Dorylinen) lebende Brücken über kleine Bäche, Gräben usw. bauen, indem sie sich mit Hilfe ihrer Klauen und Mandibeln zu Ketten verbinden, über die hinweg das ganze nachfolgende Heer schreitet. Sollten sich die „lebenden Brücken" wirklich als regelmäßiges Vorkommnis bei den Wanderzügen herausstellen, so dürfen wir daraus trotzdem nicht ohne weiteres auf eine hohe Überlegungsfähigkeit der Dorylinen schließen, sondern müssen zunächst suchen, ob sich dieser Brückenbau nicht auf einen allgemeinen Instinkt zurückführen läßt, wie der obige Brückenbau auf den Reinigungsinstinkt zurückzuführen war.

Das Bedenken, daß die „Brücken" über die Leimringe außerhalb des Nestes gebaut werden, während das Wasmannsche Experiment im Nest sich abspielte, ist gänzlich gegenstandlos, da ja die Ameisen, wie wir oben bereits ausgeführt, ihre Straßen als zum Nestbereich gehörig ebenso sorgfältig reinzuhalten pflegen als das eigentliche Nest.

Es hindert uns also nichts, das „Brückenbauen" ebenso wie die „Begräbnisse" lediglich als Ausdruck des allgemeinen Reinlichkeitssinnes der Ameisen anzusehen.

2. Schutz- und Verteidigungsmaßregeln.

a) Soziale Verteidigung und sozialer Schutz. Nach dem, was wir bisher über die Verschiedenartigkeit der einzelnen Ameisenarten gehört haben, versteht es sich von selbst, daß sie auch bezüglich der Art und Weise, wie sie sich gegen tierische Feinde (vor allem ihresgleichen) und gegen elementare Einflüsse schützen und verteidigen, eine große Mannigfaltigkeit zeigen. Ich brauche nur auf die verschiedenen Arten der Nester hinzuweisen (s. Kap. IV), welche ja vor allem dem Schutz und der Verteidigung des Staates, insbesondere der Nachkommenschaft, angepaßt sind.

Schwache Kolonien und feige Ameisen suchen sich dem Auge der Feinde zu entziehen, indem sie möglichst versteckt ihre Wohnung anlegen. Starke mutige Ameisen dagegen bauen offen und mitunter sogar mächtige, weithin sichtbare Nester, instinktiv ihre Überlegenheit empfindend.

Die Bauart der Nester kann natürlich niemals einen absoluten Schutz gegen Überfälle und das Eindringen feindlicher Ameisen bieten. Die Bewohner müssen daher stets gegen solche Eventualitäten gerüstet sein. Und so sind auch die Ein- und Ausgänge der Nester gewöhnlich von einer Anzahl wachehaltender Arbeiter besetzt. Bei manchen Ameisen sind diese Schildwachen eine morphologisch differenzierte Kaste („Soldatenkaste"), wie z. B. bei Colobopsis und Pheidole (s. oben, Kap. II, 4); bei der Mehrzahl dagegen sind es gewöhnliche Arbeiter. Doch sind es, wie Viehmeyer u. a. gezeigt haben, häufig die gleichen Individuen, welche die Wach- und Verteidigungsfunktionen des Staates ausüben. Die Wachposten bleiben nur so lange in Tätigkeit, als gearbeitet wird. Ruht die Arbeit im Neste, so ziehen sich auch die Schildwachen zurück, nachdem sie aber zuvor die Eingänge sorgfältigst verschlossen und so das Nest nach außen vollständig abgesperrt haben.

Findet ein Überfall fremder Ameisen auf ein gut bewachtes Nest statt, so kommt es zunächst zu heftigen Kämpfen zwischen den Eindringlingen und den Wachposten. Und wenn letztere allein auch für die Dauer nicht imstande sind, die immer von neuem nachrückenden Heere abzuschlagen, so haben doch die Einwohner des Nestes, die von dem Überfall sofort benachrichtigt werden, während dieser Kämpfe an den Toren Zeit gefunden, ihre Brut und ihre Weibchen in Sicherheit zu bringen, d. h. sie in die tiefsten Nestpartien zu schleppen. In der Rettung der Brut besteht ja die Hauptsorge jeder Ameisenkolonie.

Bei solchen Ameisen, die ein Nomadenleben führen und deshalb keine Dauernester besitzen (Dorylinen), haben sich besondere Schutzmaßregeln ausgebildet. Tritt bei den Wanderzügen dieser Ameisen, auf welchen bekanntlich alle Eier, Larven und Puppen mitgeschleppt werden, Gefahr ein, so „bilden die größeren mit ihren Leibern ein lebendiges Gewölbe, unter welchem das schwächere Volk, die Brut mitschleppend, weiterziehen kann (Emery 1895 nach Savage).

Interessant ist ferner das Verhalten der Ameisen gegen Überschwemmungen. So suchen nach Savage die Treiberameisen ihre Brut bei Überschwemmungen dadurch zu retten, daß sich sämtliche Arbeiter zu einer lebendigen Kugel vereinigen, die von den Fluten schwimmend getragen wird, und in derem Inneren die Brut geborgen ist (Emery 1895). Da nun viele Dorylinen, wie oben bereits gesagt, auch zum Ausruhen usw. häufig solche lebenden Nester bilden, so ist ihr obiges Verhalten bei Überschwemmungen allerdings nicht allzu überraschend. Auffallender ist es schon, daß auch andere Arten, die für gewöhnlich in Dauernestern leben, auf dieselbe Weise ihre Brut vor Überschwemmungen zu retten suchen; so beobachtete v. Ihering in Brasilien bei Hochwasser in der Flut eine große Anzahl kuchenartiger Massen von Solenopsis geminata daherschwimmen. Die Haufen maßen etwa 16 bis 25 cm im Durchmesser und bestanden lediglich aus den dicht gedrängten, aneinander gegenseitig sich festhaltenden Ameisen. Im Inneren des Haufens, wohin kein Tropfen Wasser gedrungen, „ruhten, von allen Seiten aufs beste geschützt, die geflügelten Geschlechtstiere und die gesamte Brut". Auch die großen Atta-Arten sollen nach v. Ihering sich bzw. ihre Brut auf solche Weise vor dem Untergang retten. Daß die Ameisen lange Zeit unter Wasser ohne Schaden auszuhalten vermögen, wurde schon von mehreren Forschern experimentell festgestellt, in letzter Zeit erst wieder von Miß A. Fielde (1904), welche manche Ameisen sogar zwei bis drei Tage unter Wasser hielt, ohne sie dadurch zu töten.

Alarmsignale. Für gewöhnlich werden die Bewohner eines Nestes von heranrückenden Feinden dadurch in Kenntnis gesetzt, daß einige von den Türwächtern in das Nest stürzen und durch aufgeregte Fühlerschläge die Gefahr ihren Kameraden mitteilen. Indem nun letztere ebenfalls die Kunde auf dieselbe Weise sofort weiterverbreiten, so ist in der kürzesten Zeit die ganze Kolonie von der drohenden Gefahr unterrichtet.

Manche Ameisen besitzen aber außerdem noch besondere „Alarmsignale", die in verschiedenen Lautäußerungen sich kundtun. Die Laute können auf zweierlei Weise hervorgebracht werden: entweder dadurch, daß die Ameisen mit ihrem Körper auf eine tönende Unterlage aufschlagen, oder aber vermittelst eines besonderen Tonapparates.

Der ersteren Methode scheinen sich besonders die Camponotus-Arten zu bedienen; so bringen nach Forel (Fourmis, p. 354) unsere europäischen Camponotus dadurch ein deutlich vernehmbares Geräusch hervor, daß sie mit ihrem Abdomen schnell hintereinander auf den Boden oder die Wand des Nestes klopfen. Ferner berichtet E. Gounelle von den südamerikanischen Camp. mus, daß diese bei Beunruhigungen mit ihren Köpfen heftig an die

Wand ihres aus Blättern bestehenden Nestes schlagen, wodurch ein erstaunlich lautes, knarrendes, an das Klappern der Klapperschlange erinnerndes Geräusch entsteht.

Was nun die zweite Art der Tonerzeugung betrifft, so geschieht diese durch Reibung bestimmter Körperteile gegeneinander, wie ja überhaupt weitaus die meisten Töne der Insekten Reibegeräusche sind. Das Schrillorgan der Ameisen hat seinen Sitz am Abdomen: es besteht nach Janet (1902) aus einer fein gerieften Platte, welche dorsal an der Basis des dritten Abdominalsegmentes (1. Gastersegment Janets) gelegen ist, und aus einem Fortsatze des zweiten Abdominalsegmentes, welcher auf diese Platte stößt. Beim Auf- und Abbewegen des Abdomens reibt die rauhe gerieste Fläche gegen jenen Fortsatz und erzeugt so ein Geräusch (vgl. Kap. I, 3 und Fig. 5 *Str.*). Die Geräusche, die auf diese Weise hervorgebracht werden, sind natürlich nur sehr schwach, so daß sie mit unserem Ohr nicht immer wahrgenommen werden können; dennoch haben mehrere Beobachter deutlich einen „zirpenden" Ton gehört, so Wasmann (1893) bei Myrmica ruginodis, McCook bei Myrmecocystus melliger, A. Schulz (nach Emery 1893) bei Pachycondyla flavicornis und R. Wroughton (1892) bei einer Crematogaster-Art, welche dabei lebhaft „mit ihrem Abdomen wackelte". Emery konnte auch an toten Ameisen (Pachycondyla) Geräusche hervorbringen, indem er das Abdomen derselben auf- und abbewegte.

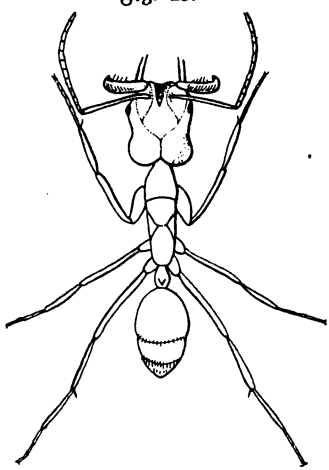
b) „Persönliche" Verteidigung. Bezüglich der „persönlichen" Verteidigung verhalten sich die Ameisen ungemein verschieden, nicht nur nach den Arten, sondern auch nach den einzelnen Individuen einer Kolonie. Denn auch die Mitglieder ein und desselben Staates sind in ihrem Charakter, ihrem Mut usw. oft grundverschieden, wovon uns Wasmann (1900, S. 40) ein sehr anschauliches Bild entwirft: „Wenn wir den Stein, welcher ein mittelstarkes Nest von Formica sanguinea bedeckt, umwenden usw. . . . entsteht ein gewaltiger Tumult unter der Bewohnerschaft. Ein Teil der Ameisen stürzt wütend auf den Friedensstörer los und bedeckt ihn mit Bissen und Giftsalven; ein anderer Teil nimmt sich der gefährdeten Brut an usw.; andere Individuen derselben Kolonie scheinen trotz des heroischen Mutes ihrer Raubameisennatur gerade keine Lust zur Verteidigung des Vaterlandes zu haben und flüchten sich unter Grasbüschel und Schollen in der Nachbarschaft, um sich zu verstecken; ja manchmal duckt sich sogar eine sanguinea mitten unter den kämpfenden, rettenden und flüchtenden Gefährtinnen regungslos auf den Boden und nimmt, wenn auch meist nur für kurze Zeit, zur instinktiven List der Bewegungslosigkeit oder des „Scheintodes" ihre Zuflucht; andere sanguinea desselben Nestes endlich scheinen von einem sonderbaren Gemisch von Kampflust und Furcht, von einer Art ohnmächtiger Wut erfaßt zu sein, die es nicht wagt, den wirklichen Gegner anzugreifen, dafür aber an anderen Gegenständen ihren Zorn ausläßt: sie rutschen mit gespreizten Beinen und gesenktem Kopf auf dem Boden umher, beißen wütend in den Sand, dann wieder in einen Heidekrautstengel, aber nur nicht in den Finger" (des Ruhestörers).

Größere Extreme von „Charakteren" als uns hier Wasmann unter den Mitgliedern ein und derselben Ameisengesellschaft vorführt, können wir

bei den abweichendsten Arten und Gattungen kaum antreffen; und wir sehen hier in einem Bilde fast alle die verschiedenen Verteidigungs- und Rettungsversuche beisammen, welche bei den Ameisen überhaupt in Anwendung sind: Aufnahme des Kampfes, Flucht, Sich-tot-stellen, Furchteinjagen durch wildes Gebahren usw. Natürlich überwiegt bei den verschiedenen Ameisenarten die eine oder andere dieser Manieren, je nach dem Grundcharakter der betreffenden Spezies; so werden von den kriegerischen die meisten kämpfen und nur wenige „sich drücken", während bei den von Haus aus zaghaften und friedfertigen die meisten sofort Reißaus nehmen und nur wenige sich dem Feinde entgegenstellen werden usw.

Das „Sich-tot-stellen", welches bei den nicht sozialen Insekten als Rettungsmittel bekanntlich sehr verbreitet ist, ist also auch bei den Ameisen zu beobachten, wenn auch selten und meist ausnahmsweise; nur die niedersten Ameisen, die Ponerinen, scheinen (nach Wheeler) regelmäßig oder wenigstens häufiger zu diesem Mittel Zuflucht zu nehmen.

Fig. 45.



Odontomachus haematodes L. mit geöffneten Mandibeln. Nach Wheeler.

Springende Ameisen. Manche Ameisen haben die Fähigkeit, zu „springen" und sich auf diese Weise dem nachstellenden Feinde zu entziehen: es sind dies vor allem Odontomachus und verwandte Ponerinen. Das Springen geschieht nicht nach Art der Schnellkäfer (Elateriden) oder Heuschrecken, sondern mit Hilfe der Mandibeln. Letztere sind für gewöhnlich weit aufgesperrt, so daß sie senkrecht zur Längsachse des Körpers stehen (Fig. 45). Ihr Innenrand ist mit einigen sehr langen, nach vorn abstehenden Sinnesborsten besetzt; wenn nun diese mit einem fremden Tiere in Berührung kommen, schnappen die Mandibeln unter deutlich hörbarem Geräusche reflektorisch zusammen, und zwar mit solcher Heftigkeit, daß die Ameise dadurch mehr oder weniger weit zurückschnellt. P. A. Schupp S. J., Wheeler u. a. haben diesen Vorgang des öfteren an Odontomachus chelifer und haematodes beobachtet. Ersterer sah sogar einen vom Rumpf getrennten Kopf auf diese Weise fortspringen (s. Wasmann 1892). Daß das „Springen" eine Schutz- bzw. Vorsichtsmaßregel darstellt, ist zweifellos und wird auch von allen Beobachtern so gedeutet.

Außer den genannten Odontomachus-Arten wurden auch noch verschiedene Anochetus-Arten und der riesige Harpegnathus cruentatus beim Springen gesehen. Letzterer macht nach Wroughton „Sätze von einem Fuß oder 18 Zoll mit vollkommener Leichtigkeit, genau wie ein Grashüpfer" (vgl. Wasmann 1892).

Übrigens ist das „Springen" nicht auf die Ponerinen allein beschränkt, denn Emery (1893) erhielt von Albert Schulz die Mitteilung, daß auch

„die durch ihre enormen Augen ausgezeichnete brasilianische Ameise Gigantiopsis destructor (Camponotine) von Zweig zu Zweig springt".

3. Kämpfe.

Kämpfe spielen im Leben der Ameisen eine große Rolle. Verhalten sich doch die Angehörigen einer Kolonie gegen alles, was nicht zu ihrem eigenen Verbande gehört, von Haus aus feindlich: also nicht nur gegen verschiedene Arten oder Rassen, sondern auch gegen die Angehörigen anderer Kolonien der gleichen Art! Und da geeignete Plätze meistens reich mit Ameisenkolonien besetzt sind, so gibt es da natürlich alle Augenblicke Anlässe zu Kämpfen, was zu einem permanenten Kriegszustande führen kann. Um so mehr, als gewöhnlich jede Kolonie nicht nur das eigentliche Nest, sondern auch die von demselben ausgehenden Straßen und auch ein kleineres oder größeres Gebiet rings um ihr Nest herum als ihr Eigentum ansieht. „Dieses Gebiet umfaßt Bäume, Pflanzen, Grund und Boden; wer es betritt, wird angegriffen und womöglich niedergemacht" (Forel 1898).

Es handelt sich aber bei den Kämpfen nicht immer nur um Grenzstreitigkeiten, sondern häufig finden richtige Angriffe einer Kolonie auf eine andere zu ganz bestimmten Zwecken statt: zum Raub von Blattläusen oder Körnervorräten, zum Raub von Larven und Puppen (sei es zur Nahrung oder um Sklaven zu erziehen), zur Besitzergreifung des Nestes usw. Ich will hier nicht auf alle die vielen Schlachten, die von den verschiedenen Beobachtern beschrieben, im einzelnen eingehen, zumal im nächsten Kapitel bei der Amazonenameise noch einiges darüber mitgeteilt wird. Nur das sei hier erwähnt, daß die Schlachten zwischen zwei Staaten mitunter wochen- oder monatelang (natürlich mit Unterbrechungen) währen können, und daß auch die Kampfesweise bei verschiedenen Ameisenarten eine recht verschiedene ist, worüber vor allem Forel eingehende Beobachtungen angestellt hat. Es kommt natürlich bezüglich der Kampfestaktik und des Ausganges der Schlachten auch darauf an, ob die beiden Heere numerisch gleich oder ungleich sind, ob die sich bekämpfenden Ameisen in der Körpergröße voneinander abweichen, ferner hängt viel von den Waffen ab (Stachel, Giftblase, Analdrüsensekrete usw.), von der Dicke des Chitinpanzers und endlich von gewissen Kampfeskniffen. Polyergus z. B. durchbohrt das Gehirn des Feindes, Formica exsecta, Pogonomyrmex u. a. sägen dem Gegner den Kopf ab, Myrmica rubida, die gefürchtetste unter den Europäern, tötet ihren Feind vornehmlich mit ihrem Giftstachel, Tapinoma bekämpft seine Angreifer mit einem Analdrüsensekret usw. Die einen Ameisen nehmen Einzelkämpfe auf, andere dagegen greifen nur zu mehreren an, wie z. B. die Lasius-Arten oder die Tapinoma. Wir sehen dann auf dem Schlachtfelde nur größere oder kleinere Knäuel oder Ketten von vielen „ineinander verbissenen und mit dem Stachel sich gegenseitig bearbeitenden Individuen" (Wasmann über Tapinoma), von denen gewöhnlich nur wenige am Leben bleiben. Wo kleine Ameisen gegen große zu kämpfen haben, z. B. Tetramorium gegen Formica rufa, da vereinigen sich immer vier bis fünf der kleinen zur Überwindung einer großen. Die Tetramorium klammern sich

zunächst an den Beinen und Fühlern der rufa fest und behindern so diese an ihrer Bewegungsfreiheit; dann können die übrigen Angreifer ohne Gefahr auf den Körper der großen klettern und sie durch Bisse und Stiche allmählich töten[1]). Große Ameisen haben natürlich ein leichteres Spiel kleinen gegenüber: sie zerdrücken dieselben einfach zwischen ihren kräftigen Mandibeln.

Von großer Bedeutung für die Heftigkeit der Kämpfe ist die Temperatur, d. h. je höher dieselbe ist, desto größer die Wut und Hitzigkeit der Kämpfenden. Auch die Zahl der Kriegführenden steht in einer direkten Proportion zum Grade der Heftigkeit. Denn wie bei allen sozialen Tieren, so wächst auch bei den Ameisen der Mut mit der Zahl der kämpfenden Individuen.

Manchmal kann sich die Kampfeswut zu einem richtigen Kampfesrausch steigern, in welchem die Ameisen ihren Weg nicht mehr erkennen und auch nicht mehr zwischen Feind und Freund zu unterscheiden vermögen. Sie stürzen sich dann auf ihre eigenen Kameraden, welch letztere die berauschten so lange festzuhalten suchen, bis sie sich wieder vollkommen beruhigt haben [Forel, Fourmis, p. 136[2])].

Wie enden die Kriege? Gewöhnlich kämpfen die feindlichen Kolonien so lange, bis die eine von ihnen verjagt oder vollkommen aufgerieben ist. Doch ist dies nicht immer der Fall — „nein, auch Frieden schließen können die Ameisen". „Das geschieht nicht nur dadurch, daß zwei erschöpfte Kolonien oft den Kampf aufgeben und ein gewisses Grenzgebiet meiden, sondern auch in seltenen Fällen durch Bündnis und Verschmelzung" (Forel 1898). Wie Wasmann betont, besteht die Hauptbedingung für das Zustandekommen solcher Allianzen darin, daß „die beiden Gegner systematisch nahe verwandt, daß sie ungefähr gleich stark, und endlich, daß sie genötigt sind, unmittelbar beisammen zu wohnen, ohne einander ausweichen zu können". „Unter diesen Umständen wird aus den anfänglichen Scharmützeln bald eine indifferente Duldung, aus der Duldung ein freundschaftlicher Verkehr." Forel hat diesen Vorgang des öfteren experimentell hervorgerufen; so setzte er z. B. aus verschiedenen Kolonien der Waldameise größere Nestteile samt Bewohner nebeneinander, aber an einen ganz fremden Ort, wo sie gezwungen waren, ein neues Nest zu bauen. „Die Not und die Gelegenheit, das gemeinsame Bedürfnis nach Nahrung und Wohnung ließen die Kampfeslust zurücktreten. Nach meist unbedeutenden Drohungen, Sticheleien und schwachen Kampfversuchen fingen die Ameisen an gemeinsam zu arbeiten und bildeten im Verlaufe von einem bis zwei Tagen eine einzige einträchtige Kolonie" (Forel 1898).

[1]) Damit soll aber keineswegs gesagt sein, daß die kleinen die große Ameise in der Absicht, sie festzuhalten und den anderen das Erklettern zu ermöglichen, zuerst an den Beinen erfassen! Die dünnen Beine und Fühler bieten vielmehr zuerst die einzigen Angriffspunkte für die kleinen Ameisen dar.

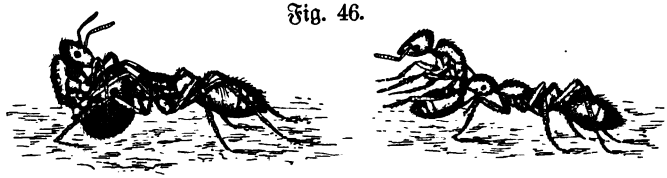
[2]) v. Buttel sah ähnliche Rauschzustände in einem künstlichen Neste von Myrmica laevinodis entstehen, als er eine lebende Schmeißfliege dazu setzte, welche durch ihr stürmisches Gebahren eine Aufregung sondergleichen in der kleinen Kolonie hervorbrachte.

4. Wanderungen.

Wir sprechen von „Wanderungen" der Ameisen, wenn eine ganze Kolonie mit Kind und Kegel, d. h. mit den Geschlechtstieren und der gesamten Brut ihren alten Wohnsitz verläßt, um an einem anderen Orte sich niederzulassen. Die Kriegszüge, die Märsche zu den Blattläusen, die Züge der Blattschneider und der Ernteameisen fallen mithin nicht unter diesen Begriff.

a) Gelegentliche Wanderungen. Die gelegentlichen „Umzüge" können verschiedene Ursachen haben: Niederlassungen starker feindlicher Kolonien in der Nähe, Mangel an Nahrung, zu starke Beschattung des Nestes, Überschwemmungen und andere Belästigungen mehr. Man kann solche „Umzüge" jederzeit künstlich hervorrufen, indem man eine Kolonie mehrmals hintereinander stört, z. B. das Nest aufdeckt usw. Die Vorgänge bei den Umzügen hat zuerst P. Huber genauer beobachtet; sodann haben auch Forel, McCook, Wasmann u. a. mehrfach darüber berichtet: Zunächst ziehen eine oder mehrere Ameisen aus, um einen geeigneten Platz für die neue Heimat zu suchen.

Fig. 46.



Transport von Nestgenossen bei Umzügen usw.; zwei verschiedene Haltungen. Nach McCook.

Haben sie einen solchen gefunden, so kehren sie zurück in ihr altes Nest, um bald mit einem Kameraden beladen wieder zu erscheinen und damit dem neuen Neste zuzustreben. Dort angelangt, wird die Bürde abgesetzt; dann wird sofort wieder zurückgelaufen um einen neuen Kameraden zu holen usw. Das Beispiel der tragenden Ameisen („recruteuses") steckt an, denn ihre Zahl nimmt mit jedem Augenblicke zu und bald ist die Umzugsstraße erfüllt mit solch schwer beladenen Trägern. Nachdem der größte Teil der Bewohner so in das neue Nest geschafft ist (was mehrere Tage beanspruchen kann) und dieses einigermaßen wohnlich hergerichtet ist, werden auch die Larven und Puppen, die Blattläuse, Ameisengäste, Nahrungsvorräte usw. herübergeholt. Während des ganzen Umzuges herrscht im alten Neste verhältnismäßig große Ruhe, d. h. die einzelnen Ameisen gehen hier so lange ihren Beschäftigungen (Brutpflege usw.) nach, bis sie von den Transporteuren geholt werden.

Die Art und Weise, wie letztere beim Aufpacken ihrer Kameraden verfahren, hat Huber mehrfach beobachtet: „sie liebkosen die Betreffenden mit ihren Fühlern, ziehen sie an sich und scheinen ihnen in der Tat einen richtigen Vorschlag zur Reise zu machen". Was die Haltung, welche die tragende wie die getragene Ameise einnimmt, betrifft, so hat meistens die getragene Ameise ihre Extremitäten eng an den Körper angezogen; ihre Bauchseite nach oben, den Kopf nach hinten, wird sie von der Transporteurin an den Mandibeln oder in der Brustgegend gepackt, so daß ihr Abdomen unter den Kopf

zwischen die Vorderbeine der Trägerin hineinragt. Die Haltung kann übrigens auch eine andere sein, wie aus den beiden Figuren (46 A und B) hervorgeht, die McCooks Werk über die Agrikulturameise entnommen sind.

Wenn das neue Nest sehr weit vom alten entfernt ist, so errichten die Ameisen nicht selten Zwischenstationen auf dem Wege, in welchen sie ihre „Rekruten", Larven, Weibchen und Männchen, die sie nicht in einer Tour bis zur neuen Wohnung tragen können, eine Zeitlang absetzen. Diese Zwischenstationen bestehen gewöhnlich aus einer Höhlung in der Erde, mitunter auch aus mehreren Kammern. Es kommt vor, daß ein Teil der Ameisen in denselben sich festsetzt und daselbst neue Kolonien („Zweigkolonien") bildet, die aber mit der Stammkolonie stets in Verbindung und freundschaftlichem Verkehr bleiben (Huber, Forel).

b) Periodische Wanderungen. Über die „periodischen Umzüge" haben wir oben beim Nestbau (Kap. IV) schon berichtet. Sie sind dadurch charakterisiert, daß eine Kolonie alljährlich mehr oder weniger regelmäßig ihr Nest wechselt. Es tut dies mit Vorliebe Formica sanguinea, welche „Winter- und Sommernester" besitzt und je nach der Jahreszeit in den ersteren oder letzteren sich aufhält. Da der Winter die Zeit der Ruhe, und der Sommer die Zeit der Arbeit ist, kann man auch von „Ruhe- und Arbeitsnestern" sprechen. Während wir für die gelegentlichen Umzüge eine ganze Reihe verschiedener Ursachen kennen lernten, werden die periodischen Umzüge also vor allem durch klimatische Einflüsse bestimmt. Im übrigen verweise ich auf die Ausführungen im Kap. IV.

c) Wanderungen der Dorylinen. Die bisher besprochenen Wanderungen stellen nur mehr oder weniger vereinzelte kürzere Episoden im Leben der Ameisen dar; anders bei den Dorylinen, bei denen der größte Teil ihres Lebens auf der Wanderung sich abspielt. Gleich wie die Zigeuner unter Menschen, kennen diese „Wanderameisen" keine Heimat; sie ziehen von einem Ort zum anderen, überall nur kurze Zeit bleibend. Sind die Nahrungsquellen einer Gegend erschöpft, so packen sie auf und ziehen mit „Sack und Pack" in ein anderes Terrain, wo es noch etwas zu jagen gibt. Sie errichten deshalb auch keine festen, soliden Nester, sondern benutzen natürliche Höhlungen (morsche Bäume, Felsspalten usw.) für die kurze Zeit ihres Aufenthaltes als Obdach, oder sie bilden auch lebende Nester, indem sie sich zu größeren oder kleineren Kugeln vereinigen (s. Kap. IV, B).

Wir müssen übrigens auch bei den Wanderameisen unterscheiden zwischen Jagdzügen und wirklichen „Wanderungen". Erstere werden nur von einem Teil der Kolonie unternommen behufs Herbeischaffung von Beute; sie gehen vom Lagerplatz bzw. dem Wandernest aus und kehren auch wieder dahin zurück. An den Wanderungen dagegen beteiligt sich die gesamte Kolonie; es wird dabei nur wenig gejagt, da die meisten Ameisen mit dem Transport der Brut vollauf beschäftigt sind.

Savage, Bates und Belt geben ausführliche und anschauliche Beschreibungen über die Züge der verschiedenen Dorylinen, ersterer über die äthiopischen Formen (Anomma), die beiden letzteren über die der neotropischen Ecitonen. Wenn auch die verschiedenen Arten in einigen Punkten abweichende Gewohnheiten

zeigen, so stimmen sie doch betreffs der Art und Weise ihrer Züge im wesentlichen überein: sie marschieren in gewaltigen Heeren entweder in schmalen, dichten Kolonnen (vier bis sechs Ameisen breit) oder in mehr oder weniger unregelmäßigen, dichten Massen. Welche Unzahl von Individuen an solchen Wanderungen teilnehmen, geht daraus hervor, daß Bates Kolonnen von 60 bis 70 m Länge (und mehr) beobachtet hat. Die Reihen sind so dicht gedrängt, daß sie einer kompakten Masse gleichen — „einem dunklen Band, welches sich vor unseren Blicken entfaltet, oder einer langen Schlange, deren Kopf und Schwanz infolge der Länge gar nicht zu sehen sind". An der Außenseite der Kolonnen marschieren in größeren oder kleineren Abständen großköpfige, mit langen zangenartigen Mandibeln ausgerüstete Individuen (die „Soldaten", s. Kap. II), deren Funktion noch nicht aufgeklärt ist. Man bezeichnet diese Individuen zwar gewöhnlich als „Offiziere" und spricht ihnen die Funktionen zu, den Marsch zu überwachen usw., doch sind das lediglich Vermutungen, die durch nichts bewiesen sind.

Es gibt blinde und sehende Dorylinen, sogar in ein und derselben Gattung; die blinden wandern vorzugsweise bei Nacht oder unter besonderen Erdgewölben, welche sie selbst mit unglaublicher Schnelligkeit während des Vorrückens errichten (Anomma, Eciton coecum), oder aber, wie die Dorylus-Arten, mehr oder weniger tief unter der Erde. Über die Schutz- und Verteidigungsmaßregeln auf den Wanderungen gegen Angriffe oder bei Überschwemmungen wurde oben schon einiges gesagt. Wie gefürchtet die Züge der Dorylinen sind, wie alle Insekten, Spinnen, Schlangen, Ratten und Mäuse, ja selbst die Menschen vor ihnen sich flüchten, das möge man in der Schilderungen von Savage oder Bates nachlesen[1]).

5. Krankenpflege, Spiele usw.

a) Krankenpflege. Wir haben eben gehört, daß die Ameisen bei Umzügen sich gegenseitig tragen. Es ist dies aber nicht etwa als ein Akt des „Mitleides" aufzufassen; denn die Getragenen sind keineswegs lauter schwache oder kranke Individuen, sondern stehen den Trägern vollkommen gleich; ja, mitunter sind es gerade die größten Individuen, welche sich von den kleineren transportieren lassen. Diejenigen, die gerade die Initiative zum Umzug ergriffen und eine neue geeignete Stelle zur Niederlassung entdeckt haben, übernehmen auch oder beginnen wenigstens den Transport, da sie durch diese Methode ihr Ziel am einfachsten, sichersten und schnellsten erreichen.

Etwas mehr schon gleicht es einem Wohltätigkeitsakt oder einer wirklichen Hilfe, wenn die Ameisen eine von ihren Kameradinnen, die sich verirrt hat und sich nicht mehr zu orientieren vermag, aufpacken und in das Nest zurückbringen.

[1]) Wenn auch durch die genannten Forscher u. a. (Wheeler, Forel) die Biologie der Wanderameisen schon in vielen Punkten klargestellt ist, so gibt es doch noch mehr ungelöste als gelöste Fragen; und es würde sich zweifellos lohnen, eine Reise speziell zum Studium der Dorylinen zu unternehmen.

Die höchste Analogie mit den Handlungen menschlicher Mitleidsaffekte aber liegt in den Handlungen, welche die Ameisen mitunter ihren kranken Gefährtinnen gegenüber ausüben („Krankenpflege"). Latreille, Forel, Lubbock, Wasmann u. a. haben eine Menge Tatsachen mitgeteilt, aus denen unzweifelhaft hervorgeht, daß kranke oder schwach beschädigte Ameisen zuweilen von ihren Kameradinnen gepflegt werden. Die Pflege besteht hauptsächlich im Belecken: eine durch Ameisensäure fast völlig gelähmte Formica sanguinea, welche Wasmann in ihr heimatliches Nest setzte, wurde von ihren Gefährtinnen, Herren wie Sklaven (fusca), „sorgfältig beleckt und dann umgewendet und wieder beleckt, dann mit den Fühlern untersucht und wieder beleckt". „Der Erfolg dieser Kur war ein vollständiger. Das kranke Individuum war am nächsten Tage wieder völlig hergestellt, während es ohne jede Pflege wahrscheinlich gestorben wäre, wie es mit einer durch Gift gelähmten Ameise gewöhnlich der Fall ist" (Wasmann 1900, S. 20).

Die Krankenpflege ist bei den Ameisen aber keineswegs Regel ohne Ausnahme; im Gegenteil, es sind auch viele Fälle bekannt, in denen sich die Ameisen um Kranke und Verwundete nicht im geringsten kümmerten und sie einfach verkommen ließen oder sogar aus ihrem Nest schafften und zum Abfallplatz brachten. Diese Fälle sind vielleicht noch häufiger als die ersteren, besonders wenn es sich um schwer verletzte Individuen handelt.

Lubbock berichtet eine ganze Reihe solcher Tatsachen, wo die Ameisen an ihren kranken Gefährtinnen dutzend Male ruhig vorbeiliefen, ohne sie zu beachten oder gar zu pflegen[1]). Auch McCook erzählt ähnliches von der Honigameise, welche sogar ihre kostbaren „Honigträger", die verschüttet oder sonstwie verletzt waren, einfach ihrem Schicksal überließen. Ferner steht auch die Tatsache, daß die Ameisen, die von schädlichen Milben oder anderen lästigen Parasiten (Thorictus usw.) besetzt sind, gewöhnlich von ihren Gefährtinnen nicht davon befreit werden, zu den obigen Fällen von „Krankenpflege" in direktem Gegensatz. Aus diesen Widersprüchen geht aber am besten hervor, wie verkehrt es ist, die zuweilen vorkommende „Krankenpflege" bei den Ameisen mit den entsprechenden menschlichen Handlungen auf eine Stufe zu stellen und beiden dieselben Motive unterzulegen.

b) Spiele. Manchmal sehen wir die Ameisen Handlungen ausführen, die keinem ernsten Zwecke zu dienen scheinen, und die wir deshalb als „Spiele" bezeichnen. Wir können sie als Ausfluß überschüssiger Muskelenergie betrachten. Es ist allerdings sehr schwierig, bestimmt zu sagen, ob eine Handlung lediglich „Spiel" ist oder ob ihr doch vielleicht irgend ein Zweck zugrunde liegt, zumal bei Ameisen, die doch bezüglich ihrer Organisation so unendlich weit vom Menschen entfernt sind. So kann z. B. das so häufig zu beobachtende scheinbar zwecklose Herumtragen von Puppen oder Ameisengästen im künst-

[1]) Man kann sich jederzeit von dieser „Gefühllosigkeit" der Ameisen überzeugen: man braucht nur eine oder mehrere Individuen auf einer vielbegangenen Ameisenstraße zu quetschen, so wird man sehen, daß die des Weges daherkommenden Kameraden dem Verwundeten nicht immer sofort zu Hilfe eilen, sondern im Gegenteil häufig in einem großen Bogen der Unglücksstätte ausweichen. Bei Lasius fuliginosus wenigstens erzielte ich stets prompt diese Reaktion!

lichen Nest ebensogut zum Zeitvertreib geschehen bzw. dem Bedürfnis, von dem Überschuß an Muskelenergie sich zu befreien, entspringen, als auch dem Bestreben nach besserem Schutz und Sicherheit für die betreffenden Tiere oder ähnlichem dienen.

In manchen Fällen scheint aber in der Tat kaum eine andere Erklärung als die des „Spieles" zulässig. Vor allem trifft dies für die Scheinkämpfe zu, welche die Ameisen einer Kolonie mitunter, besonders an sonnigen Tagen, auf der Oberfläche ihrer Nester miteinander aufführen. Schon Gould spricht von diesen „sportartigen Exerzitien"; sodann haben auch Huber, Forel und Wasmann solche Kampfspiele (bei Formica rufa, pratensis und sanguinea) beobachtet und beschrieben. Besonders anschaulich schildert Huber diese Vorgänge: Nachdem sich die einzelnen Ameisen (Formica rufa) gegenseitig mit Fühlerschlägen usw. geliebkost, „erheben sie sich auf ihre Hinterbeine und ringen richtig miteinander, packen sich an den Mandibeln, Beinen oder Fühlern, lassen dann wieder eine Zeitlang los, um bald wieder weiterzuringen; oder eine steigt der anderen auf den Rücken und beide umfassen sich, überschlagen sich mehrmals, erheben sich wieder und nehmen Revanche usw." Mögen die Kämpfe noch so heftig erscheinen, so tun sich die Ringenden doch niemals etwas zu Leide und machen niemals von ihrem Gifte Gebrauch. Manchmal balgen sich zwei Ameisen um irgend einen Gegenstand, z. B. einen kleinen Strohhalm ganz ähnlich wie junge Katzen um einen Ball.

c) Versammlungen. Es kommt zuweilen vor, daß in einem künstlichen Nest plötzlich die meisten Ameisen (wenn nicht überhaupt alle) am hellen Tage sich eng vereinigen und längere Zeit beieinander bleiben. Gewöhnlich haben sie dabei die Köpfe einander zugewandt und verhalten sich vollkommen ruhig; nur die Fühler und Abdomen werden langsam und gemächlich hin- und herbewegt. In dieser merkwürdigen Situation können die Ameisen stunden-, ja tagelang verweilen, wie Miß A. Fielde (1901) einigemal bei Stenamma fulvum beobachtet hat. Wodurch diese „Versammlungen" veranlaßt werden und was sie bezwecken, darüber wissen wir noch nichts.

Literatur.

André, Ernest, Les Fourmis. Kap. VI u. VII.

Bates, W. H., The Naturalist on the River Amazon.

Belt, F., The Naturalist in Nicaragua. London 1874.

Biro, L., Springende Ameisen (Neu-Guinea). In: Rovart. Lapok 4, 73, 1897.

Buttel-Reepen, H. v., Soziologisches und Biologisches vom Ameisen- und Bienenstaat. In: Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 2, 1 bis 16, 1905.

Emery, C., Zirpende und springende Ameisen. In: Biol. Zentralbl. 13, 189, 1893.

Emery, C., Die Gattung Dorylus Fb. In: Zool. Jahrb. (System) 8, 743 ff., 1895.

Fielde, Adele, A Study of an Ant (*Stenamma fulvum piceum*). In: Proc. Acad. Nat. Sc. Phil. 1901, p. 425—449.

Fielde, Adele, Observations on Ants in their relation to temperature and to submergence. In: Biol. Bull. 7, 170—174, 1904.

Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse. Vme Partie.

Forel, Aug., Die Ameiſe. In: Die Zukunft, 2. April 1898.

Gould, W., An Account of English Ants, 1747.

Gounelle, E., Sur des bruits produits par deux espèces americaines de Fourmis et de Termites. In: Bull. Soc. Ent. France 1900, p. 168.

Huber, Pierre, Fourmis indigènes. Kap. IV u. V.

Janet, Ch., Sur l'Organe de nettoyage tibiotarsien de *Myrmica rubra L.* In: Bull. Soc. Ent. France 1895, p. 691—704.

Janet, Ch., Anatomie du Gaster de la *Myrmica rubra L.* Paris 1902.

Jhering, H. v., Die Ameiſen von Rio Grande do Sul. In: Berl. Ent. Zeitſchr. 1894, S. 321 bis 446.

Savage, The Driver Ants of Western-Africa. In: Proc. Acad. Philadelphia 5, 4, 195—199, 1850.

Wasmann, E., Einiges über ſpringende Ameiſen. In: Wien. Ent. Zeitſchr. 1892, S. 316.

Wasmann, E., Lautäußerungen der Ameiſen. In: Biol. Zentralbl. 13, 39, 1893.

Wasmann, E., Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameiſen und der höheren Tiere. 2. Auflage. Freiburg 1900.

Wrougthon, R., Our Ants. In: Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 1892.

Siebentes Kapitel.

Beziehungen der Ameisengesellschaften zueinander und zu anderen sozialen Insekten (Tremiten).

(Soziale Symbiose).

A. Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen.

Für gewöhnlich stehen die Kolonien der Ameisen, mögen sie der gleichen oder verschiedenen Arten angehören, in einem durchaus feindlichen Verhältnis zueinander. Wir haben ja oben (Kap. VI) von den erbitterten lange dauernden Kämpfen und Kriegen gehört, welche die einzelnen Ameisenvölker so oft gegeneinander führen und welche meistens mit der völligen Aufreibung und Vernichtung eines derselben enden.

Die häufigste Veranlassung dazu waren Grenzstreitigkeiten, indem z. B. eine Gesellschaft sich zu nahe bei einer anderen, in deren Nestbereich, niederzulassen versuchte. Es gibt jedoch auch Ausnahmen, in welchen zwei oder mehrere Kolonien verschiedener Arten ihre Nester dicht nebeneinander oder ineinander errichten, oder in welchen die verschiedenen Kolonien ohne jegliche räumliche Trennung in einem einzigen Nest beisammen wohnen und sogar zu einer einzigen Kolonie verschmelzen können. Wir sprechen in solchen Fällen von „zusammengesetzten Nestern" oder „gemischten Kolonien", je nachdem es sich bloß um ein räumliches Nebeneinander oder aber um eine soziale Verschmelzung handelt, d. h. je nachdem die Kolonien unabhängig voneinander, jede für sich, ihren Haushalt führen oder aber zu einer einzigen Kolonie, zu einem gemeinschaftlichen Haushalt sich vereinigt haben.

Das Gebiet gehört zu den interessantesten der Ameisenbiologie; bedurfte es doch auch alles menschlichen Scharfsinnes, um die mannigfaltigen Erscheinungen richtig zu deuten und deren Ursachen zu ergründen. Eine Reihe von Forschern haben sich mit dem Problem beschäftigt; neben P. Huber, Forel, Adlerz und Wheeler hat sich vor allem E. Wasmann darum verdient gemacht. Ich kann hier nur einen kurzen Auszug geben, und muß diejenigen, welche sich eingehender mit der Frage beschäftigen wollen, auf die Monographie Wasmanns (1891 [1]), sowie auf die beiden umfangreichen Nachträge zu derselben (Wasmann, 1901/02 und 1904) verweisen.

[1]) In Kürze soll eine zweite stark vermehrte Auflage dieses Werkes, das in der insektenbiologischen Literatur einen hervorragenden Platz einnimmt, erscheinen.

1. Zusammengesetzte Nester.

Wasmann unterscheidet „zufällige" und „gesetzmäßige Formen" von zusammengesetzten Nestern, die ersten sind eine ausnahmsweise Erscheinung und beruhen größtenteils auf der Häufigkeit der betreffenden Ameisen und auf deren übereinstimmenden Lebensbedingungen, die letzteren dagegen stellen ein, wenn auch nicht immer unbedingtes einseitiges Abhängigkeitsverhältnis dar, indem die eine (die kleinere) der Symbionten einen großen Vorteil daraus zieht oder sogar darauf angewiesen ist, daß sie ihre Wohnung neben oder in dem Nest einer anderen (größeren) Ameise einrichtet.

a) Zufällige Formen. Es ist gar keine seltene Erscheinung, daß man unter einem Stein zwei oder drei verschiedene Ameisenarten antrifft, die ihr Nest direkt nebeneinander angelegt haben. Lasius niger und flavus, Myrmica-Arten, Tetramorium caespitum, Formica fusca und viele andere sind verschiedentlich auf diese Weise benachbart. Alte Baumstrünke haben ebenfalls häufig mehr als eine Ameisenkolonie zu Bewohnern: unter der Rinde z. B. Lasius alienus, direkt daran angebaut das Kuppelnest von Lasius flavus. Auch auf lebenden Bäumen haben sich oft mehrere Arten dicht beieinander angesiedelt; so finden sich auf Nußbäumen nicht selten drei Arten (Colobopsis truncata, Dolichoderus quadripunctatus und Leptothorax affinis) beisammen (Forel 1901), und auf einer alten Weide bei der berühmten Orangerie Straßburgs fand ich sogar vier Arten vereinigt: in der Höhlung des Stammes eine mächtige Kolonie von Lasius fuliginosus, unter der Rinde mehrere Leptothorax-Kolonien, am Fuß des Stammes ein Nest von Lasius umbratus und endlich auch in den Ästen Dolichoderus quadripunctatus.

Was hat die verschiedenen Ameisen so nahe zusammengeführt? Rein äußere Momente, d. h. die verschiedenen Arten suchen nicht ihre gegenseitige Nähe auf, sondern lediglich den Baum, den Stein usw., ebenso wie die Aasinsekten lediglich durch das Aas und die Mauerbienen lediglich durch die Lößwand zusammengeführt werden (exogene Assoziation). Irgendwelche Beziehungen zwischen den Nachbarn bestehen nicht; jede Kolonie lebt vollständig für sich und ist gegen die anderen abgesperrt. Wird die trennende Scheidewand entfernt, so ists auch um den Frieden geschehen und sofort entspinnen sich die heftigsten Kämpfe. So wie ich auf der alten Weide die Rinde über einem der Leptothorax-Nester entfernte, stürzten sich sofort die Lasius fuliginosus über die Brut her und plünderten das Nest aus. Eins ist allerdings auffällig, daß nämlich die Nachbarn bei Begegnungen auf ihren Wegen außerhalb des Nestes sich nichts tun, sondern sich vollkommen ignorieren. Dieses dürfte auf einem durch die Not diktierten Friedensschluß, dem wohl längere Plänkeleien vorausgegangen, beruhen (vgl. Kap. VI, 3).

Diesen „rein zufälligen" Formen reiht Wasmann „minder zufällige" Formen an, bei denen „einem der beiden Teile ein besonderer wohnlicher Vorteil aus dem Zusammenleben mit der anderen Art erwächst". Hierher gehört die von McCook und Wheeler berichtete Erscheinung, daß in den Bauten der Pogonomyrmex-Arten, vorzüglich auf dem den Nest-

kegel umgebenden scheibenförmigen Hofraum, sich häufig fremde Ameisenkolonien finden (Dorymyrmex pyramicus, Form. sanguinea, Forelius foetidus usw.). Auch die Haufen unserer Waldameisen sind verschiedentlich von fremden Arten (Lasius, Myrmica, Tetramorium) bewohnt. Wir dürfen in diesen Fällen wohl annehmen, daß die Fremdlinge nicht rein zufällig in die Pogonomyrmex- oder Formica-Nester geraten sind, sondern daß sie durch die wohnlichen Vorteile, deren gerade diese Nester ja nicht wenig besitzen (gleichmäßige hohe Temperatur, Schutz gegen Regen usw.) angezogen wurden. Bei diesen Formen von zusammengesetzten Nestern läßt sich bereits ein „zweckursächlicher Zusammenhang" erkennen; sie stehen auf einer höheren Stufe als die rein zufälligen und leiten zu den gesetzmäßigen Formen über. Sie kommen letzteren um so näher, je regelmäßiger sie auftreten.

Eine ganz besondere Form von zusammengesetzten Nestern entdeckte Forel in Columbien. Ein kleiner Dolichoderus und ein noch kleinerer Crematogaster, beide tief schwarz und glänzend, bewohnten meistens — nicht immer — ein und dasselbe Nest eines Baumtermiten und zwar ohne irgendwelche räumliche Trennung. Jede der beiden Arten hat ihren getrennten Haushalt und bewohnt ihre bestimmten Kammern und Gänge, obwohl dieselben alle offene Zugänge hatten. Ein friedliches Nebeneinander ohne Mischung! Forel bezeichnete dieses Verhältnis als „Parabiose". Da die beiden Arten nicht stets in dieser Vereinigung, sondern mitunter auch isoliert angetroffen wurden, so ist die Parabiose den zufälligen Formen einzureihen, deren Entstehung wohl durch die übereinstimmende Vorliebe für gewisse Termitennester verursacht wird.

Wheeler (1901) fand einen weiteren Fall von Parabiose in Mexiko in Tillandsia-Büscheln. In den Zwischenräumen zwischen den zusammengefalteten Blättern leben nicht selten zwei oder drei verschiedene Arten (Crematogaster, Camponotus, Cryptocerus) friedlich beisammen, ohne sich aber zu einer Kolonie zu mischen. Auch hier handelt es sich um zufällige Formen, da keine der fraglichen Arten auf das Nisten in Tillandsia angewiesen ist.

b) Gesetzmäßige Formen. Die gesetzmäßig im Nestbezirk anderer Ameisen lebenden Formiciden scheiden sich in „Diebsameisen" und Gastameisen".

α) Diebsameisen. — Als typisches Beispiel der Diebsameisen kann die winzige, gelbe Solenopsis fugax Ltr. gelten. Sie lebt normalerweise in zusammengesetzten Nestern mit verschiedenen größeren Arten wie Formica sanguinea, rufibarbis, fusca, pratensis, Polyergus, Lasius alienus, Myrmica, Tetramorium usw. Ihr Nest liegt neben oder teilweise in jenem der Nachbarn und besteht aus Kammern und größeren Gängen für die Brut und die großen Geschlechtstiere und aus überaus feinen Gängen („Diebspfaden") für die Arbeiter. Da nun diese Diebspfade so eng sind, daß die großen Wirtsameisen sich nicht darin bewegen können, so ist letzteren der Eintritt in die Solenopsis-Nester versagt.

Der zweite Grund, warum die großen Ameisen das kleine Diebesvolk bei sich dulden, besteht darin, daß sie demselben nichts anzuhaben vermögen. Denn die Solenopsis leben meistens in ungeheuren volkreichen Kolonien, sind

ferner sehr mutig und besitzen einen gefährlichen Giftstachel; dazu kommt, daß sie so winzig sind, daß sie von den großen Wirtsameisen gar nicht oder nur schwer gesehen werden. „Die große Ameise, z. B. die durch Mut und Kraft hervorragende Formica sanguinea wälzt sich, von den Diebsameisen angegriffen, alsbald wütend auf dem Boden, sucht nach dem Gegner zu beißen und ihn aus ihrem eingekrümmten Hinterleibe mit Gift zu übergießen. Aber es ist, als ob sie ihn nicht fände, meist beißt und spritzt sie neben ihm vorbei" (Wasmann).

Die Solenopsis stellen also trotz oder vielmehr infolge ihrer Kleinheit einen furchtbaren, unüberwindlichen Gegner der größeren Wirtsameisen dar, so daß letzteren nichts anderes übrig bleibt, als die Diebe nolens volens bei sich zu behalten.

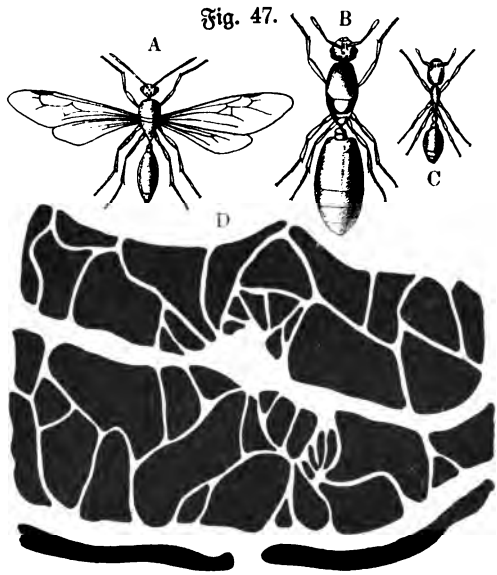


Fig. 47.
Solenopsis fugax Ltr. A Männchen, B Weibchen, C Arbeiter (stark vergrößert), D Nest mit den „Diebspfaden" (schmalen Gängen), welche mit den breiten Gängen der Wirtsameise kommunizieren. Nach Wasmann, aus Wheeler.

Was suchen nun die Solenopsis bei den großen Ameisen? Vor allem die Brut ihrer Wirte, die ihnen reichliche und willkommene Nahrung darbietet. Durch die schmalen Diebspfade schleichen sie sich in die Bruträume der Wirte und tun sich an deren Larven und Puppen gütlich. Wenn auch hier und da Solenopsis mit Aphiden angetroffen werden, so ist doch „das ehrliche Handwerk" (der Blattlauszucht) sicherlich nicht als Hauptgeschäft anzusehen, „die Wahl ihres Nestplatzes, die häufigen tatsächlichen Diebereien und die sehr feindseligen Beziehungen zu ihren Nachbarn lassen ihren Charakter als Diebsameise als den vorherrschenden erscheinen[1]) (Wasmann).

Bei uns ist Solenopsis fugax die einzige Diebsameise; in Nordafrika dagegen gibt es drei (Solen. orbula Em., latro Forel und oraniensis Forel). In Nordamerika ist die S. fugax durch eine nahe Verwandte, Sol. debilis, vertreten, welche aber nicht ausschließlich in den Nestern anderer Ameisen als Dieb lebt, sondern auch in menschlichen Wohnungen vorkommt und dadurch sogar zur Hausplage werden kann[2]).

Außer Solenopsis scheinen auch noch andere Gattungen Diebsameisen zu enthalten; so leben nach Wheeler (1901) manche Strumigenys-Arten,

[1]) Wheeler bezeichnet daher auch das Verhältnis der Solenopsis zu ihren Nachbarn als „Cleptobiosis", Forel als „Lestobiose".

[2]) Wir dürfen daher diese Art nicht als „gesetzmäßige" Diebsameise bezeichnen!

ferner eine Monomorium- und eine Pheidole-Art (lamia Wheel.) als Diebe bei anderen Ameisen.

β) Gastameisen. — Während zwischen den Diebsameisen und ihren Nachbarn stets eine feindliche Spannung herrscht, so sind die Beziehungen zwischen den Gastameisen und ihren Wirten stets friedliche (indifferente) oder sogar ausgesprochen freundschaftliche. Die Gastameisen sind daher auch lange nicht so international wie die Diebsameisen, sondern vielmehr auf eine oder höchstens zwei bestimmte Wirtsarten angewiesen.

Bei uns ist bis jetzt nur eine Gastameise bekannt, nämlich Formicoxenus nitidulus Nyl. Dieselbe ist ein niedliches, schlankes, gelblichrotes bis braunes Ameischen von glänzender Körperglätte. Die ☿ ist 2,3 bis 3 mm lang, das ♀ nur wenig größer, das ♂ ergatoid (vgl. Kap. II). Sie ist über Nord- und Mitteleuropa verbreitet und wurde verschiedentlich in der Schweiz (Forel), in Frankreich (Janet), im Rheinland, in Holland (Wasmann) und in Schweden (Adlerz) gefunden.

Formicoxenus lebt ausschließlich bei Formica rufa und pratensis. Adlerz, der die Gastameise am eingehendsten studierte, fand die Nester derselben meist im Innern der rufa-Haufen, aus seinem Material der letzteren gebaut, selten in der äußeren Decke des Haufens, und einmal in den Spalten eines morschen Eichenstammes, über welchem die rufa ihr Nest errichtet hatten. Wasmann fand eine Formicoxenus-Kolonie unter anderem im Puppengehäuse einer Cetonia floricola (Käfer), welche als Larve in den rufa-Haufen lebt. Nach demselben Autor erinnert das Nest der Gastameise nicht wenig an ein Vogelnest, sowohl durch die napfförmige Gestalt, als auch durch das zu demselben verwendete Baumaterial. Der Umfang des Nestes erreicht höchstens denjenigen einer kleinen Nußschale. Die Kolonien sind klein und zählen gewöhnlich nur einige hundert Mitglieder, während die Solenopsis-Kolonien hunderttausende von Arbeitern umfassen können.

Wenn Formicoxenus auch seine eigenen Nestkammern anlegt, um in denselben seine Brut zu bergen, so ist die Trennung doch bei weitem nicht so streng durchgeführt wie bei der Diebsameise, indem zu den Kammern breite, auch dem Wirt zugängliche Wege führen.

Die Beziehungen der Gastameise zu den Wirten sind auch völlig friedliche, oder vielmehr gleichgültige. Beide nehmen voneinander nicht die geringste Notiz; dabei läuft die Kleine nicht selten unter oder über der Großen hinweg, ohne daß diese es zu bemerken scheint. Wenn es auch hier und da zu kleinen Auftritten zwischen den beiden kommt, so führen diese doch niemals zu ernsten Konflikten.

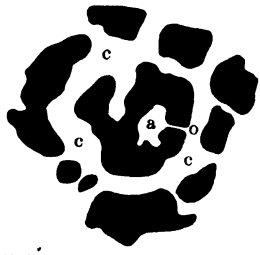
Wasmann sucht das friedliche Verhalten der Waldameisen gegen Formicoxenus dadurch zu erklären, daß „die Berührung mit letzteren auf den Tast- und Geruchsinn der ersteren einen indifferenten Eindruck macht. Ihre Neugierde scheint nur dann zu erwachen, wenn sie zufällig einmal das vorübereilende Tierchen sehen — gewöhnlich begegnen sie demselben ja nur im dunkeln Nestinnern —; dann prüfen sie es mit ihren Fühlern und nehmen es sogar zwischen ihre Zangen. Die kleine Gastameise hält sich unbeweglich still und spielt die Scheintote. Weil das kleine Ding sich nicht mehr bewegt,

ist die Angriffslust der Waldameise abgekühlt, sie öffnet ihre Kiefer und Formicoxenus läuft weiter" (Wasmann).

Der Vorteil, den die Gastameise im rufa-Nest genießt, liegt wohl in erster Linie in der Sicherheit und dem Schutz gegen die Angriffe feindlicher Ameisen, und sodann wohl auch in der höheren gleichmäßigen Temperatur, welche in dem großen rufa-Haufen herrscht und welche der Entwickelung der Brut sehr förderlich ist. Vielleicht findet sie auch noch eine besondere Nahrung; doch ist darüber noch nichts bekannt.

Ist das Verhältnis zwischen der europäischen Gastameise und ihren Wirten als ein indifferentes zu bezeichnen, so sind die Beziehungen der von Wheeler entdeckten nordamerikanischen Gastameise, Leptothorax emersoni, zu ihren Wirten ausgesprochen freundschaftliche zu nennen[1]). Gleichwie Formicoxenus, erbaut auch diese Ameise im Nest der Wirte, Myrmica brevinodis, ein eigenes kleines Nest, das aber nur durch schmale Zugänge mit den Galerien des Wirtsnestes in Verbindung steht. Während die Königin und die Brut stets in diesem Sondernest verbleiben, unternehmen die Arbeiter Ausflüge in die Galerien der Wirte, um dort Nahrung zu holen. Sie verschaffen sich dieselbe nicht in diebischer Weise wie die Solenopsis, sondern holen sie sich größtenteils aus dem Munde ihrer Wirte, indem sie auf den Rücken der letzteren klettern und von hier aus deren Kopf so lange belecken und betrillern, bis jene einen Flüssigkeitstropfen ausbrechen. — Außerdem beziehen sie auch noch dadurch Nahrung von ihren Wirten, daß sie das auf der Oberfläche derselben ausgeschiedene Sekret ablecken.

Fig. 48.



Nest von Leptothorax emersoni (a) in dem Nest von Myrmica brevinodis (c); o Verbindungsgang. Nach Wheeler.

Es bestehen also hier bereits positive Freundschaftsbeziehungen zwischen den Nachbarn. Nutzen zieht allerdings wohl nur die Gastameise aus dieser Freundschaft, während die Wirtsameisen eher geschädigt werden. Es findet sich daher unser Leptothorax niemals ohne Myrmica, diese dagegen nicht selten ohne Leptothorax.

Die Nestvereinigung Leptothorax emersoni + Myrmica brevinodis stellt die höchste Stufe der „zusammengesetzten Nester" dar. Geht die Freundschaft der zusammenwohnenden Arten noch weiter als hier, so kann man schon nicht mehr gut von „zusammengesetzten Nestern" reden. Es scheint aber, daß die Entwickelung, die mit den rein zufälligen Formen begonnen, mit den Leptothorax-Myrmica-Nestern ihren natürlichen Abschluß gefunden. Denn die „gemischten Kolonien", die im folgenden zu besprechen sind, haben sich zum weitaus größten Teil sicherlich nicht aus zusammengesetzten Nestern, sondern auf ganz anderer Grundlage entwickelt. Nur bei einer Form von gemischten Kolonien (Tomognathus-Leptothorax) ist die Entstehung auf der Basis zusammengesetzter Nester nicht ausgeschlossen.

[1]) Ersteres Verhältnis entspricht in jeder Weise der „Synoekie", letzteres der „Symphilie" der individuellen Symbiose oder Myrmekophylie (vgl. Kap. IX).

2. Gemischte Kolonien (Sklaverei).

Das Hauptkriterium der gemischten Kolonien besteht darin, daß die beisammenwohnenden fremden Ameisenarten zu einer gemeinsamen Haushaltung, zu einer gemeinsamen Kolonie verschmelzen. Alle anderen Merkmale sind unzuverlässig, so z. B. ist das Fehlen jeder räumlichen Scheidung nicht ausschließlich für die gemischten Kolonien gültig, sondern trifft auch für gewisse Formen von zusammengesetzten Nestern (Parabiose) zu.

Zwischen den verschiedenen Arbeiterameisen einer gemischten Kolonie herrscht vollkommene Gleichheit, gerade so wie zwischen den Arbeiterameisen einer einfachen Kolonie. Genau dieselben Staatsgesetze gelten für die „Sklaven" wie die „Herren". Die ersteren leben in der fremden Kolonie ganz frei, d. h. nach denselben angeborenen Instinkten, die zu Hause ihre Lebensregel gebildet hätten; sie arbeiten für ihre „Herren", verproviantieren sie und erziehen ihre Brut als ob es ihre eigene Stammeskolonie wäre. Es sind also keine „Sklaven" im menschlichen Sinne, die nur gezwungen unter Peitschenhieben arbeiten. „Sklaven" heißen sie nur deshalb, weil sie aus geraubten Puppen stammen, im Neste einer fremden Art leben und für dasselbe arbeiten. Andererseits sprechen wir von „Herren" nur deshalb, weil sie die Puppen der fremden Ameisen geraubt haben, aus denen ihre Hilfsameisen stammen (Wasmann).

Die gemischten Kolonien, die uns bis jetzt bekannt sind, zeigen eine große Mannigfaltigkeit bezüglich ihrer Entstehung, Zusammensetzung, Zeitdauer usw.; so bestehen die einen nur zeitweise, die anderen dauernd; die einen entstehen durch Adoption, die anderen durch Allianz und wieder andere durch Raub; die einen setzen sich aus zwei vollkommenen Kolonien, deren jede ihre Geschlechtstiere besitzt, zusammen, bei den anderen kommen nur einem der Komponenten Königinnen zu, während der andere nur Arbeiter besitzt usw.

Die Veranlassung zur Bildung gemischter Kolonien ist darin zu suchen, daß die Weibchen gewisser Ameisen[1]) die Fähigkeit, selbständig neue Kolonien zu gründen, verloren haben. Infolgedessen sind sie gezwungen, sich entweder von Arbeitern derselben Art, oder aber von Arbeitern (bzw. einer weisellosen Kolonie) einer anderen Art aufnehmen zu lassen, oder drittens sich einem befruchteten fremden Weibchen anzuschließen, welches neben ihrer eigenen Brut auch die der Genossin aufzieht (vgl. Kap. III). Im ersten Falle entsteht eine einfache, im zweiten eine gemischte Kolonie („Adoptionskolonie"), in welcher nur die eine Art (die adoptierte) Geschlechtstiere besitzt, und im dritten Falle wieder eine gemischte („Allianzkolonie"), in welcher aber beide Komponenten Geschlechtstiere besitzen.

Wir könnten auf Grund dieser Verschiedenheiten unsere Besprechung disponieren, indem wir eine Reihe von getrennten Gruppen nebeneinander besprechen, doch wollen wir davon abstehen, und lieber, dem Wege der phylo-

[1]) Die betreffenden Weibchen zeichnen sich gewöhnlich durch ihre auffallende Kleinheit aus.

genetischen Entwickelung folgend, die einzelnen Formen in acht Stufen behandeln. Nirgends in der ganzen Ameisenbiologie ist die Phylogenie so klar erhellt wie hier, besonders durch die jüngsten Entdeckungen Wheelers und Wasmanns.

Erste Stufe (Formica consocians und truncicola[1]).

Die erste Stufe in der Entwickelung der gemischten Kolonien wird durch die „temporären" Formen[2]) repräsentiert, mit denen uns erst vor kurzem Wheeler (1905) und Wasmann (1905) bekannt gemacht haben. Die Weibchen von Formica consocians (in Nordamerika) und truncicola (in Europa) sind nicht mehr imstande selbständig eine neue Kolonie zu gründen; sie suchen daher schwache weisellose Kolonien einer anderen verwandten Formica-Art auf (erstere F. incerta, letztere F. fusca) und lassen ihre erste Brut von den Arbeitern derselben erziehen. Die Hilfsameisen sterben natürlich mangels frischen Nachwuchses mit der Zeit aus, so daß nun die Kolonie wieder zu einer ungemischten einfachen wird. Es handelt sich hier also lediglich um eine zeitweilig gemischte Kolonie zum Zweck der Koloniegründung.

Zweite Stufe (Formica truncicola).

Nachdem die F. truncicola durch Aussterben ihrer Hilfsameisen zu einer einfachen Kolonie geworden, kann sie wiederum Arbeiterpuppen der ursprünglichen Hilfsameise rauben und aufziehen und so zum zweitenmal zu einer gemischten Kolonie werden; dieselbe ist nun aber nicht mehr als Adoptions-, sondern als „Raubkolonie" zu bezeichnen. Bis jetzt ist diese Stufe nur im künstlichen Nest (Wasmann) mit Sicherheit festgestellt, ob sie auch in der freien Natur vorkommt, muß erst die weitere Beobachtung lehren.

Dritte Stufe (Formica wasmanni Em.).

Wie F. consocians und truncicola, so bildet auch die nordamerikanische wasmanni zum Zweck der Koloniegründung eine temporär gemischte Kolonie mit einer anderen Formica-Art (subsericea); im Gegensatz zu jenen sorgt sie aber dafür, daß ihre Hilfsameisen nicht so schnell aussterben, sondern ihr wenigstens so lange zur Seite stehen, bis ihre Kolonie die eigene normale Volkszahl erlangt hat. Sie erreicht dies auf die Weise, daß sie — was truncicola ausnahmsweise im künstlichen Nest getan — regelmäßig noch eine Zeitlang Arbeiterpuppen ihrer Hilfsameisen (subsericea) raubt und erzieht. Die gemischten Kolonien wasmanni + subsericea haben also erstens einen längeren Bestand als die obigen, und sind zweitens nicht mehr reine Adoptionskolonien, sondern gehen aus solchen stets in Raubkolonien über.

Vierte Stufe (Formica sanguinea und ihre nordamerikanischen Rassen).

F. sanguinea geht noch einen Schritt weiter als wasmanni, indem bei ihr der Instinkt, Arbeiterpuppen ihrer Hilfsameisen zu rauben, dauernd bestehen bleibt oder höchstens erst dann, wenn die Kolonie unge-

[1]) Hierher gehören wahrscheinlich noch folgende nordamerikanische Arten: Formica microgyna Wheel. (mit fusca vereinigt), Form. montigena Wheel. (mit incerta), Form. exsectoides Forel (mit subsericea) und endlich Stenamma tenesseense (mit Sten. fulvum).

[2]) Wheeler bezeichnet diese Form als „temporären Parasitismus".

wöhnlich volkreich geworden ist, erlischt. F. sanguinea bildet also in den weitaus meisten Fällen[1]) dauernde gemischte Kolonien, die natürlich zuerst primäre Adoptions- und sodann sekundäre Raubkolonien darstellen. Dementsprechend gibt es auch ein Übergangsstadium, in welchem die Kolonie zugleich primär und sekundär gemischt ist, d. h. in welchem noch viele von den ursprünglichen alten Hilfsameisen leben, während die sanguinea bereits beginnen, neue Puppen zu rauben und einzutragen.

Die normalen Hilfsameisen der sanguinea sind Formica fusca oder rufibarbis oder (im südlichen Mitteleuropa) cinerea. Nicht selten kommen zwei dieser Arten zugleich mit sanguinea vor, so daß eine dreifach gemischte Kolonie entsteht. Ausnahmsweise können auch andere Formica-Arten (rufa, pratensis) der sanguinea als Hilfsameisen (Sklaven) dienen, und zwar entweder allein oder neben den normalen Sklaven. Es gibt da die verschiedensten Kombinationen, z. B. sang. + pratensis, oder sang. + pratensis + fusca, oder sang. + rufa + fusca, oder sang. + rufo-pratensis + rufa + fusca usw., also sogar vierfach gemischte Kolonien!

Die Entstehung dieser anormal gemischten Kolonien kann nicht nach einer einzigen Schablone erklärt werden, sondern bedarf von Fall zu Fall einer erneuten Analyse. Am häufigsten dürfte das Moment in Betracht kommen, daß die anormale Sklavenart (rufa oder pratensis) bei der normalen (fusca) erzogen worden ist, so daß also der fusca-Geruch noch an ihr haftet. Dabei ist natürlich vorauszusetzen, daß die sanguinea ursprünglich als normale Adoptionskolonie sang. + fusca entstanden ist. Auf alle die verschiedenen anormalen sanguinea-Kolonien im einzelnen einzugehen, ist mir natürlich in dieser kurzen Übersicht versagt. Nur ein Fall sei hier erwähnt, der zeigen soll, wie verschlungen die Wege sein können und wie schwierig die Analyse mitunter ist. Es handelt sich um die von Wasmann beobachtete dreifach gemischte Kolonie sanguinea + fusca + pratensis. Zuerst war sie eine normale Adoptionskolonie sanguinea + fusca, daraus wurde, wie gewöhnlich, eine normale sekundäre Raubkolonie sanguinea + fusca. In diesem Stadium schienen die sanguinea ihre Königin verloren zu haben. Die sanguinea gingen weiter auf Sklavenjagd und raubten nun pratensis-Puppen aus einer benachbarten sehr jungen pratensis-Kolonie, welche ihrerseits noch eine Adoptionskolonie pratensis + fusca war. Es entstand so eine dreifach gemischte Kolonie sanguinea + fusca + pratensis, welche aber ohne Königin, also weisellos war. Nun holten die pratensis-Sklaven ihre eigene pratensis-Königin aus ihrem Heimatnest, das sie bei ihren Streifzügen wiedergefunden hatten. Damit war die Raubkolonie zu einer sekundären Adoptionskolonie geworden und die pratensis haben, da sie allein im Besitz einer Königin waren, ihre Sklavenrolle mit der Herrenrolle vertauscht. — Die Geschichte geht noch weiter, die Kolonie machte noch manche Metamorphose durch, bis schließlich die pratensis-Kolonie zu einer einfachen selbständigen Kolonie geworden (s. Wasmann 1905, S. 260 bis 261).

[1]) Sklavenlose (einfache) sanguinea-Kolonien sind selten und verhalten sich zu den gemischten etwa wie 1 : 40.

Daß gerade sanguinea so häufig anormale Hilfsameisen raubt und erzieht, ist einmal in der hohen Entwickelung des Sklavereiinstinktes dieser Ameise begründet und sodann darin, daß die sanguinea größtenteils selbst die Brutpflege besorgen. Wenn letztere vornehmlich in den Händen der Sklaven liegen würde (wie in der nächsten Stufe), so würden die anormalen Mischungen sicherlich viel seltener auftreten.

Fünfte Stufe (Polyergus, die Amazone).

Der Instinkt, Arbeiterpuppen fremder Ameisen zu rauben und zu erziehen, der sogenannte Sklavereiinstinkt, findet seine höchste Entwickelung bei der Amazonenameise (Polyergus): er bleibt hier nicht nur dauernd bestehen, sondern nimmt auch die erste Rolle im Leben ein; alle anderen Instinkte treten gegen ihn so stark in den Hintergrund, daß sich ihre Tätigkeit fast ganz auf Raubzüge bzw. Sklavenjagden beschränkt.

Kein Wunder, daß diese Einseitigkeit auch morphologisch ihren Ausdruck findet, und daß sich besonders geeignete Organe (Waffen) für die Sklavenjagden ausgebildet haben. Es sind dies die Mandibeln, die sichelförmig gekrümmt und mit äußerst scharfer Spitze versehen, und deren Innenränder glatt bzw. nur mit mikroskopisch kleinen Zähnchen besetzt sind (vgl. Fig. 7 B). Diese Sicheln stellen furchtbare Waffen dar, indem sie zur Durchbohrung der feindlichen Ameisenschädel vorzüglich geeignet sind; andererseits aber erweisen sie sich zu jeder weiteren Tätigkeit (Bauen, Brutpflege usw.) als völlig unbrauchbar. „In den Säbeln des Mundes liegt eigentlich die ganze Lebensgeschichte einer Amazone beschlossen; sie ist nur Kriegerin, nicht Arbeiterin."

Unter der hochgradigen Ausbildung des Kriegstalentes mußten die übrigen Instinkte mehr oder weniger leiden. Daher traten auf anderen Gebieten Degenerationserscheinungen ein. Eine der auffallendsten Rückbildungen ist entschieden der Verlust der Fähigkeit selbständiger Nahrungsaufnahme. Schon Huber, dann Lespès, Forel, Adlerz und Wasmann haben verschiedentlich Versuche darüber angestellt, und zwar stets mit dem gleichen Erfolg. Isoliert man eine Anzahl Polyergus-Arbeiterinnen, so gehen sie bald zugrunde, auch wenn man ihnen reichliche Nahrung vorsetzt. Das Hungergefühl löst eben bei ihnen nicht mehr den Trieb aus, zu fressen, sondern lediglich den, ihre Sklaven zur Fütterung aufzufordern. Sind aber keine solche da, so müssen sie trotz reichlicher Nahrung Hungers sterben. Ein drastischeres Beispiel, die Anthropomorphisten und Ameisenintelligenzler ad absurdum zu führen, dürfte es wohl schwerlich geben! Würden die Amazonen intelligente Wesen sein und Überlegung besitzen, so wäre diese Erscheinung einfach undenkbar. Denn organisch sind sie keineswegs etwa unfähig zum selbständigen Fressen. Es sind zwar die Kiefer- und Lippentaster, die Organe der Nahrungssuchung und Nahrungsprüfung merklich rückgebildet, doch nicht in solchem Grade, daß dadurch die selbständige Nahrungsaufnahme unmöglich gemacht wäre. Es handelt sich also vornehmlich um eine Entartung des Instinktes. Wenn die Amazonen zufällig mit ihren Mundteilen an Honig kommen, so lecken sie wohl ein wenig daran, ebenso erhalten sie beim Töten einer Ameise usw. mitunter etwas Nahrung, indem durch eine auf der Innenseite der sichelförmigen Oberkiefer verlaufende Rinne Saft

von dem getöteten Tier zum Munde fließen kann, doch ist diese zufällige Nahrungsaufnahme nicht genügend, die Amazonen am Leben zu erhalten.

Daß Polyergus auch die Fähigkeit des Bauens nicht mehr besitzt, ist leicht verständlich, da ja das Universalbauinstrument, die Mandibeln, zu Kriegswaffen für die Sklavenjagden umgewandelt sind. Aus demselben Grunde erklärt sich auch der Amazonen Unfähigkeit, ihre Brut zu erziehen.

Die für die Erhaltung des Individuums wie der Art so wichtigen Instinkte (Freß-, Brutpflege-, Bauinstinkt) sind also stark rückgebildet oder fehlen ganz. Dadurch geraten die Amazonen in ein unbedingtes Abhängigkeitsverhältnis zu ihren Sklaven. Die „Herren" sind nicht mehr frei wie die sanguinea, sondern auf ihre Sklaven direkt angewiesen, sowohl betreffs der Vermehrung (Brutpflege) als auch des Weiterbestandes ihrer Kolonien. Wir finden daher Polyergus ausnahmslos in gemischten Kolonien, niemals werden sie sklavenfrei wie das bei sanguinea, wenn auch selten, der Fall sein kann.

In Europa kommt nur eine einzige Amazonenart vor: Polyergus rufescens [1]). Dieselbe zählt zu den schönsten Ameisen, ihr Kolorit ist ein helleres oder dunkleres Rotbraun, wie von gebrannter Terra di Siena; dazu eine gelenkige schlanke Gestalt. Die normalen Sklaven unserer Amazone sind Formica fusca oder rufibarbis, selten beide zugleich. Anormale Formen von gemischten Kolonien (mit anormalen Sklaven), wie sie bei F. sanguinea so häufig vorkommen, gehören bei Polyergus zu den größten Seltenheiten; Wasmann erzielte einmal eine dreifache Kolonie Pol. + rufibarbis + pratensis im künstlichen Nest, und Forel fand in der freien Natur (im Wallis) eine Pol. + fusca + pratensis-Kolonie, in welcher aber kein Polyergus-Weibchen, dagegen mehrere fusca-Königinen vorhanden waren — ein ganz analoger Fall zu der obigen sanguinea + fusca + pratensis-Kolonie, welcher wohl auch ähnlich zu erklären ist. Die Zahl der Polyergus-Sklaven ist stets bedeutend (etwa viermal) größer als die der Herren, im Gegensatz zu den sanguinea-Kolonien, in denen die Zahl der Sklaven durchschnittlich nur $^1/_6$ bis $^1/_3$ der Gesamtheit der Nestbevölkerung beträgt.

Die Kriegstaktik, welche die Amazonen bei ihren Sklavenjagden anwenden, ist erstaunlich hoch ausgebildet. Aus den vielen Berichten über die Kriegszüge (von Huber, Forel, Wasmann, Reichenbach u. a.) möge eine Schilderung Forels [2]) von einem Raubzug gegen eine rufibarbis-Kolonie zur Illustration dienen: „Eines Nachmittags um $3^1/_2$ Uhr ziehen die Amazonen einer starken Kolonie Polyergus + rufibarbis, die in einer Wiese zehn Schritt von einer Straße lag, in einer zur Straße senkrechten Richtung aus. Nachdem sie ein wenig in die Quere gegangen, nehmen sie die gerade Richtung

[1]) In Nordamerika ist dieselbe durch verschiedene Unterarten vertreten: 1. P. rufescens subsp. lucidus Mayr. Sklaven: F. nitidiventris Em. und pallidefulva Ltr.; 2. P. rufescens subsp. breviceps Em. Sklaven: F. fusca var. subsericea Say. und F. pallidefulva var. schaufussi Mc Cook; 3. P. rufescens subsp. bicolor Wasm. Sklaven: F. fusca var. subaenescens Em.; 4. P. rufescens subsp. bicolor var. foreli Wheel. Sklaven: dieselben.

[2]) Übersetzung nach Wasmann (1891).

wieder auf. Endlich entdeckte ich zwei Schritte von der Armee entfernt ein Nest (fünfzig Schritt vom Nest der Amazonen gelegen), das mit rufibarbis bedeckt ist. Die Spitze der Armee erkennt, noch einen Dezimeter von den rufibarbis entfernt, daß sie angekommen sei; denn sie macht plötzlich Halt und sendet eine Menge Emissäre, die sich mit unglaublicher Hast in die Hauptmasse und den Nachtrab der Armee stürzen. In weniger als 30 Sekunden ist die ganze Armee in einer Masse vor dem Nest der rufibarbis versammelt, auf dessen Oberfläche sie mit einer zweiten Bewegung von unvergleichlicher Raschheit sich stürzt. Dies war nicht unnütz; denn die rufibarbis hatten die Ankunft des Feindes in demselben Augenblick bemerkt, in dem die Spitze der Armee angelangt war; einige Sekunden hatten auch ihnen genügt, um den Oberbau ihres Nestes mit Verteidigern zu bedecken. Ein unbeschreibliches Handgemenge folgt nun, aber die Hauptmasse der Armee dringt trotzdem sogleich durch alle Öffnungen ein. In demselben Augenblick kommt ein Strom rufibarbis aus denselben Löchern hervor, schleppen Hunderte von Kokons, Larven und Puppen fort, fliehen nach allen Seiten und klettern auf die Grashalme ... Die Amazonen bleiben kaum eine Minute im Nest und kommen in Schaaren aus allen Löchern zugleich wieder hervor, jede mit einem Kokon oder einer Larve beladen. Aber kaum ist die Spitze der Armee wieder im Rückmarsch, so ändert sich die Szene abermals. Wie die rufibarbis sehen, daß der Feind flieht, nehmen sie mit Wut dessen Verfolgung auf. Sie fassen die Amazonen an den Beinen und suchen ihnen die Puppen zu entreißen. Wenn eine rufibarbis sich an einen Kokon angeklammert hat, den eine Amazone trägt, läßt diese ihre Kiefer allmählich über den Kokon hinabgleiten bis zum Kopf der rufibarbis. Diese läßt dann meistens los; gibt sie nicht nach, so nimmt die Amazone deren Kopf zwischen die Zangen, und wenn auch dieser Wink noch nicht genügt, ist der Kopf durchbohrt! ... Die rufibarbis verfolgen zu Hunderten die Amazonenarmeen bis zur Hälfte der Entfernung beider Nester; wenn sie nicht weiter gehen, geschieht dies deshalb, weil ihre Feinde schneller laufen und daher allmählich einen Vorsprung gewinnen. Zuhause angekommen, trugen die Amazonen ihre Beute hinein und kamen an jenem Tage nicht wieder hervor. Auch die rufibarbis kehrten mit den aus der Plünderung geretteten Kokons wieder in ihr Nest zurück; ziemlich viele rufibarbis waren getötet. Am nächsten Tage um dieselbe Stunde plünderten dieselben Amazonen neuerdings jenes rufibarbis-Nest [1])".

[1]) So hoch auch die Kriegskunst der Amazonen ausgebildet und so viel Überlegung dabei mitzusprechen scheint, so beruht dieselbe doch lediglich auf dem blinden Instinkt, der „zwar in bestimmten engbegrenzten Verhältnissen eine glänzende Tätigkeit entfaltet, außerhalb dieses Zauberkreises um so ratloser und hilfloser sich erweist". Um dies zu beweisen, braucht man nur einen Haufen Puppen der Sklavenart vor das Polyergus-Nest zu schütten. „Dann springen die Amazonen wütend auf demselben herum, suchen ringsum einen Eingang wie in einem zu erobernden Nest, beißen in die Erde und in die Puppen selbst hinein, aber die vor ihrer Nase bereitliegende Beute scheinen sie nicht zu bemerken. Die Formica sanguinea macht es unter den gleichen Umständen ganz anders: sie stürzt sich ohne weiteres auf die Puppen und läuft mit der billig errungenen Beute nach Hause" (Wasmann).

Die Zahl der Sklavenjagden, die eine starke Kolonie von Polyergus alljährlich ausführt, kann sehr groß sein. Forel beobachtete in 33 Tagen 44 Raubzüge einer und derselben Kolonie und berechnete danach, daß diese etwa 40 000 Larven und Puppen von Sklaven in einem Sommer zusammengeraubt haben. Die Sklavenjagden finden nur in den heißesten Monaten statt und zwar gewöhnlich zwischen 2 und 5 Uhr Nachmittags, doch wurde solche ausnahmsweise auch noch später (bis 7 Uhr) beobachtet.

Was die Gründung neuer Polyergus-Kolonien betrifft, so geschieht dies auf die gleiche Weise, wie bei den vorher genannten Arten, d. h. durch Adoption eines befruchteten Polyergus-Weibchens in einer weisellosen fusca- oder rufibarbis-Kolonie. Diese primäre Adoptionskolonie geht dann sekundär in eine dauernde Raubkolonie über, indem die Polyergus in der geschilderten Weise durch Raub sich stets einen bestimmten Bestand von Sklaven halten.

Der Sklavereiinstinkt der „Amazonen" stellt einerseits den Höhepunkt der phylogenetischen Entwickelung dieses Instinktes dar, während er andererseits bereits deutliche morphologische und physiologische Merkmale einer einseitigen Überentwickelung aufweist, die den Ausgangspunkt für die Degeneration desselben Instinktes bildet (Wasmann). — Die nächste Stufe ist zwar noch annähernd auf der gleichen Höhe, doch geht es von da ab rapid abwärts, indem dann die Entwickelung des Sklavereiinstinktes wieder rückschreitet und zwar unter den Nullpunkt, da die „Herren" zu traurigen Parasiten herabsinken. Diese retrograde Entwickelung sehen wir in einer anderen Subfamilie, bei den Myrmicinen, vor sich gehen.

Sechste Stufe (Strongylognathus christophi Em. und huberi Forel[1]).

Str. christophi ist eine östliche Art, aus Sarepta und dem Kaukasus (hier als var. rehbinderi Forel) bekannt, St. huberi ist eine südliche Art, von Forel bei Martigny im Rhonetal entdeckt. Beide leben stets in gemischten Kolonien mit Tetramorium caespitum. Beide stimmen ferner bezüglich ihrer Mandibeln mit Polyergus überein, indem dieselben auch bei ihnen sichelförmig und ohne Kaurand und daher lediglich als Waffen zu gebrauchen sind. Morphologisch erweisen sich also die beiden Strongylognathus ebenso wie Polyergus als Krieger, nicht als Arbeiter. Und die spärlichen biologischen Beobachtungen, die wir bis heute über die seltenen Arten besitzen, weisen mit Bestimmtheit darauf hin, daß wir es hier in der Tat noch mit Sklavenjägern zu tun haben. Str. christophi var. rehbinderi wurde direkt bei einem Raubzug, mit Tetramorium-Puppen beladen, beobachtet, und bezüglich des huberi wurde wenigstens experimentell festgestellt, daß er imstande ist, vorgesetzte fremde Tetramorium zu überrumpeln, zu verjagen und ihnen ihre Puppen zu rauben. Auch kämpft Str. huberi genau nach Polyergus-Art, indem er den Kopf des Feindes mit seinen scharfen Sichelkiefern durchbohrt. Da ferner weder von Forel noch auch von

[1]) Auf der gleichen Stufe dürften auch noch Strong. afer Em. aus Nordafrika und Strong. caecilia For. aus Spanien stehen; doch sind die Beobachtungen darüber noch sehr spärlich.

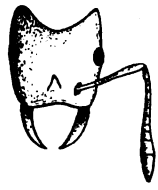
mir [1]) eine Tetramorium-Königin in der gemischten Kolonie gefunden wurde und da ferner die Zahl der huberi-Arbeiter die der Tetramorium-Arbeiter stets weit übertrifft, so dürfte der Schluß wohl gerechtfertigt sein, daß auch die Str. huberi + Tetramorium-Kolonien Raubkolonien darstellen — natürlich sekundäre, denn auch sie sind wie alle bisherigen gemischten Kolonien zweifellos als Adoptionskolonien entstanden.

Str. christophi und huberi stehen also wahrscheinlich noch auf der Höhe von Polyergus; allerdings bedürfen noch manche Punkte der tatsächlichen Bestätigung.

Siebente Stufe (Strongylognathus testaceus Schenk).

Die „gelbrote Säbelameise" hat eine viel größere Verbreitung (über Süd- und Mitteleuropa) als die beiden vorigen Arten, und dringt vor allem bedeutend weiter nach Norden (bis Holland) vor. Auch sie lebt stets in gemischten Kolonien mit Tetramorium caespitum und auch sie besitzt die glattrandigen scharfen Sichelmandibeln (vgl. Fig. 49). Trotzdem aber verhält sie sich biologisch ganz anders als die obigen Strongylognathus. Schon das Zahlenverhältnis zwischen „Herren" und „Sklaven" weist darauf hin, indem hier die ersteren bei weitem in der Minderzahl sind. Sodann haben auch die Beobachtungen Forels und Wasmanns direkt dargetan, daß es mit der Kriegstüchtigkeit derselben schlecht bestellt ist. „Sie ist trotz ihrer säbelförmigen Kiefer nur noch eine Karrikatur der wehrhaften Amazone, und die Amazonenrolle, die sie im Kampf mit feindlichen Tetramorium zu spielen versucht, sieht fast aus wie eine harmlose Komödie." Die genannten Forscher haben zwar auch noch mutige Züge in ihnen entdeckt, und haben des öfteren gesehen, wie sie den Kopf der Gegner zwischen ihre Zangen zu nehmen versuchten, aber es fehlte ihnen an Kraft, um diese Drohungen zu verwirklichen. Meistens bezahlten sie dieselben mit ihrem eigenen Leben.

Fig. 49.



Kopf von Strongylognathus testaceus Schenk. Nach Wasmann.

Daß also der Str. testaceus durch Raub in den Besitz der Tetramorium kommt, ist daher ausgeschlossen. Wie aber sind dann diese gemischten Kolonien zu erklären? Eine Adoptionskolonie im obigen Sinne würde nur kurzen Bestand haben, da nach Aussterben der Hilfsameisen die auf fremde Hilfe angewiesenen Säbelameisen ebenfalls zugrunde gehen müßten.

Der einzige Weg, welcher unseren Strongylognathus übrig bleibt, und den sie nach Wasmann auch betreten haben, ist die Allianz: ein befruchtetes Strongylognathus-Weibchen schließt sich einem befruchteten Tetramorium-Weibchen an, um seine Brut zuerst von letzterem und später von dessen Nachkommen besorgen zu lassen. So brauchen die Strongylognathus keine Hilfsameisen mehr zu rauben, da das in der Kolonie vorhandene Tetra-

[1]) Prof. Forel war so liebenswürdig, mir den Fundort des huberi genau zu beschreiben, so daß mir das Auffinden desselben sehr erleichtert wurde. Ich sandte einen kleinen Teil der Kolonie an Pater Wasmann, welcher mir mitteilte, daß zwei verschiedene Rassen der Sklavenart darin enthalten waren, wodurch der sichere Nachweis erbracht ist, daß Str. huberi durch Raub sich in den Besitz seiner Sklaven setzt.

morium-Weibchen stets für Ersatz derselben sorgt. Wir haben es hier also weder mit Adoptions- noch mit Raubkolonien zu tun, sondern vielmehr mit einer „Allianzkolonie", welche dadurch gekennzeichnet ist, daß jede der vereinigten Arten ihre Königinnen besitzt.

Da die Geschlechtstiere von Strongylognathus ungleich kleiner sind als die von Tetramorium, so ziehen die Arbeiterinnen des letzteren viel lieber jene als ihre eigenen auf; daraus resultiert die Zusammensetzung der Kolonien: einerseits eine große Anzahl Geschlechtstiere, dagegen sehr wenig Arbeiter von Strongylognathus, andererseits viele Tetramorium-Arbeiter und wenig Tetramorium-Geschlechtstiere.

Nachdem der Sklavereiinstinkt entartet, sind die Arbeiter überflüssig geworden; denn sie sind ja morphologisch lediglich als Krieger organisiert und daher zu anderen Diensten mehr oder weniger unbrauchbar. Und so finden wir denn auch in der nächsten und letzten Stufe die Arbeiterkaste vollkommen eliminiert.

Fig. 50 A.

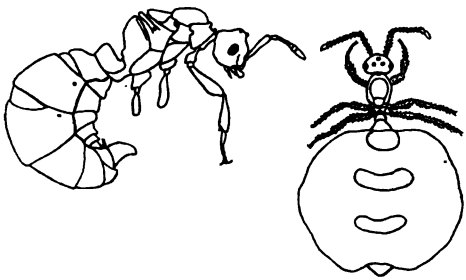
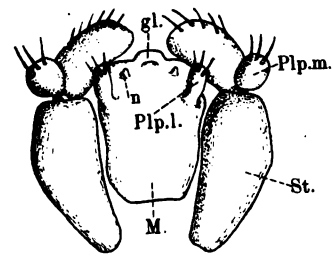


Fig. 50 B.



Anergates atratulus. A Die beiden Geschlechtstiere (links ♂, rechts trächtiges ♀). B Mundteile, *gl.* Zunge, *M.* Mentum, *n.* Nebenzungen, *Plp. m.* Kiefertaster, *Plp. l.* Lippentaster, *St.* Stamm (Stipes) der Maxillen. (A nach Adlerz und Forel; B nach Wasmann.)

Achte Stufe (Anergates atratulus).

Anergates ist eine Degenerationsform *κατ' ἐξοχήν*. Nicht nur, daß die ganze Arbeiterkaste verschwunden ist, weisen auch die beiden Geschlechtsformen mehrfache Degenerationserscheinungen auf. Vor allem die Männchen, die ungeflügelt und ganz sonderbar geformt und eher einer Larve als einer Imago ähnlich sind (Fig. 50 A). Die befruchteten Weibchen zeichnen sich durch einen relativ riesigen Hinterleibsumfang (Physogastrie) aus (Fig. 50 A). — Beide, Männchen wie Weibchen, besitzen stark rudimentäre Mundgliedmaßen, sowohl Mandibeln als Taster, welch' letztere nur noch als eingliederige Stummel vorhanden sind (Fig. 50 B).

Diese Organisation schließt ein unabhängiges selbständiges Leben aus und bedingt vielmehr eine absolute Abhängigkeit von anderen Ameisen. Wir finden daher Anergates stets in Gesellschaft fremder Ameisen, nämlich von Tetramorium caespitum, niemals allein. Die gemischten Kolonien Anergates + Tetramorium weisen folgende Eigentümlichkeiten auf:

1. Sie bestehen nur aus einer befruchteten Königin von Anergates, aus den jungen Weibchen und Männchen von Anergates und deren Entwickelungsstadien, und aus einer Anzahl Arbeiter von Tetramorium.

2. Niemals ist in denselben eine Tetramorium-Königin gefunden worden.

3. Niemals sind in ihnen auch nur die Larven und Puppen von Tetramorium-Arbeitern gefunden worden.

4. Die Tetramorium-Arbeiter der Anergates-Kolonien sind niemals sehr zahlreich, dagegen aber meist von bedeutender Körpergröße (also aus alten Kolonien).

Daraus können wir mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Anergates + Tetramorium-Kolonien reine Adoptionskolonien darstellen, also dadurch zustande kommen, daß sich ein befruchtetes Anergates-Weibchen von einer weisellosen Tetramorium-Kolonie adoptieren läßt. Diese Annahme wird dadurch noch befestigt, daß, wie experimentell erprobt ist, die Männchen und geflügelten jungen Weibchen von Anergates in fremden Tetramorium-Kolonien mit Leichtigkeit aufgenommen werden, daß aber eine dauernde Aufnahme, welche zur Erziehung einer physogastren Königin führt, nur in einer weisellosen Tetramorium-Kolonie stattfindet.

Da die Anergates keine Arbeiter besitzen, welche durch Raub die durch Tod abgehenden Hilfsameisen wieder ergänzen könnten, so ist mit dem Absterben der letzten Tetramorium auch das Todesurteil über die Anergates gesprochen, wenigstens über die Männchen und die flügellosen physogastren Weibchen. Von den Geflügelten dagegen wird es wohl manchen gelingen, bei fremden Tetramorium Aufnahme zu finden und dadurch die Art zu erhalten, zumal dieselben ja in großer Anzahl bestehen.

Die Heimat des Anergates ist Mittel- und Nordeuropa; er wurde in der Südschweiz, im Rheinland, in Holland, in Schweden usw. gefunden.

In Nordamerika scheinen noch mehrere arbeiterlose Arten vorzukommen: Epoecus pergandei Em., Sympheidole elecebra und Epipheidole inquilina Wheel [1]). Da dieselben auch in gemischten Kolonien (ersterer mit Monomorium, die letzteren zwei mit Pheidole) angetroffen wurden, so liegt die Vermutung nahe, daß sie sich biologisch ähnlich wie Anergates verhalten. Dies muß jedoch erst durch weitere Forschungen festgestellt werden.

* * *

Mit Anergates sind wir am Endpunkte der phylogenetischen Reihe angelangt, die in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast zerfällt. Am Anfang und am Ende der Reihe stehen reine Adoptionskolonien, doch sind dieselben sehr verschiedener Natur: die ersteren nur temporär (zum Zweck der Koloniegründung), letztere dauernd (zwecks Gründung und Erhaltung der Kolonie); im ersteren Fall freie selbständige Herren, im letzteren hilflose durchaus abhängige Wesen (Parasiten). — Die Gewohnheit der Sklaverei, d. h. die Neigung, Arbeiterpuppen eben jener fremden Ameisenart zu rauben und zu erziehen, mit deren Hilfe die betreffende Kolonie ursprünglich gegründet wurde, hat diese Wandlung vollbracht. Bei Form. truncicola fanden wir diese Neigung schwach angedeutet, stärker bei Form. wasmanni, noch stärker bei Form. sanguinea, um bei Polyergus den Höhepunkt zu erreichen; die Arbeiterinnen sind hier nur noch Sklavenjäger auch ihrer

[1]) Auch die jüngst von Santschi in Tunis entdeckte Wheeleria santschii For. scheint hierher zu gehören.

Organisation nach. Das Sklavenhalten verweichlicht; es tritt eine Entartung des Sklavereiinstinktes ein, wodurch die lediglich für die Sklavenjagden organisierten Arbeiter überflüssig werden. Bei Strongylognathus testaceus beginnt bereits die Reduktion der Arbeiterkaste, welche bei Anergates in der vollkommenen Ausschaltung ihr Ende findet. Für Anergates bleibt nun kein anderer Ausweg mehr übrig, als auszusterben.

Den Ausgangspunkt für das Gebiet der gemischten Kolonie bildet also die temporäre Adoptionskolonie und nicht die Raubkolonie, welche (abgesehen von der sogleich zu besprechenden Ausnahme) stets sekundär aus ersterer hervorgeht. Mit dieser Erkenntnis, die uns erst in jüngster Zeit durch Wheeler und Wasmann gegeben wurde, wird die Theorie Darwins u. a., welche die Entstehung der Sklaverei auf zufälligen Puppenraub (zwecks Nahrungserwerb) zurückführt, hinfällig. Näheres über diese interessanten theoretischen Fragen bitte ich bei Wasmann (1905) und Wheeler (1905) nachzulesen.

* * *

Tomognathus sublaevis Nyl.

Tomognathus ist auf das nördliche Europa (Finnland, Schweden, Dänemark) beschränkt, wo es stets in gemischten Kolonien mit den ihr nahe verwandten Leptothorax acervorum oder muscorum lebt. Wenn ich denselben hier gesondert bespreche, so geschieht dies deshalb, weil die Entstehung der Tomognathus + Leptothorax-Kolonien sich nicht von einer der obigen Stufen ableiten läßt, sondern unabhängig von denselben auf eigenem Wege vor sich gegangen ist. Es handelt sich hier weder um Adoptions-, noch um sekundäre Raub-, noch um Allianzkolonien, sondern vielmehr um primäre Raubkolonien. Wie Adlerz dargelegt, dringen die Tomognathus in selbständige Leptothorax-Kolonien ein, treiben die rechtmäßigen Nestbesitzer in die Flucht und nehmen deren Nest samt der zurückgelassenen Brut in Beschlag, welch' letztere sie dann zugleich mit den eigenen Larven aufziehen. Daher kommt es, daß in diesen gemischten Kolonien beide Ameisenarten mit allen drei Ständen (♂, ♀ und ☿) vertreten sind. Nicht immer begnügen sich die Tomognathus mit dem ersten Raub, sondern mitunter ergänzen sie ihren Bedarf an Leptothorax durch nachträgliche, wiederholte Beutezüge.

Die Abhängigkeit der Tomognathus von ihren Sklaven ist nicht so ausgesprochen wie bei Polyergus oder Strongylognathus; denn sie vermögen isoliert längere Zeit (vier bis fünf Monate) ihr Leben zu fristen, selbständig Nahrung zu sich zu nehmen usw.; immerhin aber haben sie zur gedeihlichen Entwickelung ihrer Kolonien fremde Hilfe nötig.

Bezüglich der phylogenetischen Entwickelung der Tomognathus + Leptothorax-Kolonien vermutet Wasmann, daß dieselben aus zusammengesetzten Nestern (speziell der Kleptobiose) hervorgegangen seien, indem aus Dieben allmählich Räuber wurden.

In Nordamerika ist Tom. sublaevis durch eine andere Art, Tom. americanus Em., vertreten, welche mit Leptothorax curvispinosus ähnliche gemischte Kolonien bildet.

Anhang.

Künstliche gemischte Kolonien.

Es gibt verschiedene Wege, gemischte Kolonien künstlich herzustellen:

1. Wenn man junge, soeben der Puppenhülle entschlüpfte Ameisen verschiedener Arten in einem Nest zusammensetzt, so schließen sie sich ohne Feindseligkeit einander an. Sie besitzen eben in diesem Stadium noch keinen ausgesprochenen Nestgeruch und somit auch keinen Anlaß zur feindlichen Reaktion.

2. Aus dem letzteren Grunde werden junge, fremde Ameisen nicht selten auch von erwachsenen in ihre Gemeinschaft aufgenommen.

3. Man kann auch zwei oder mehrere erwachsene Ameisenarten zur Verbindung bringen, wenn man nur ganz wenig Individuen miteinander in einem Raume vereinigt. Es siegt dann nicht selten das Geselligkeitsbedürfnis über die gegenseitige Abneigung.

4. Man kann aber auch eine größere Anzahl erwachsener Arbeiterinnen verschiedener Arten (speziell Formica) zu einer gemischten Kolonie vereinigen, wenn man sie zusammen in einen Sack steckt und heftig durcheinander schüttelt („Schüttelnester"). Durch das Schütteln erfolgt eine gleichmäßige Mischung der verschiedenen Nestgerüche und damit eine Aufhebung der Gegensätze.

5. Man kann die Feindschaft zwischen den verschiedenen Ameisenarten auch dadurch aufheben, daß man das Erkennungsorgan, die Fühler oder wenigstens die letzten sieben Glieder derselben, entfernt.

6. Geschah in den bisherigen Fällen die Vereinigung auf dem Wege des Bündnisses, so kann man andererseits auch künstliche Raubkolonien herstellen, indem man Puppen fremder Arten auf oder vor dem Neste einer Raubameise ausschüttet. Forel erzielte auf diese Weise eine Kolonie Formica sanguinea + fusca + rufibarbis + cinerea + rufa + pratensis + exsecta + pressilabris + Polyergus rufescens! Die Puppen von Lasius niger, flavus und Tetramorium, welche Forel zugleich mit den anderen den sanguinea vorgesetzt hatten, wurden nicht angenommen, sondern sofort getötet.

Aus diesem letzteren Versuch geht hervor, daß sich nicht alle Ameisen unterschiedslos miteinander vereinigen lassen. Am besten gelingt das Experiment mit systematisch nahestehenden Arten oder mit solchen, die ohnehin zu Allianzen und Sklavenraub neigen. Nur im ersten und im fünften der angegebenen Fälle lassen sich auch systematisch weit entfernte und sogar verschiedenen Subfamilien angehörende Arten zusammenbringen; im letzteren Falle (Entfernung der Fühler) ist dies ja eigentlich selbstverständlich.

Näheres über die künstlichen gemischten Kolonien siehe bei Forel, Wasmann und Adele M. Fielde (1903).

B. Ameisen und Termiten.

Es läßt sich von vornherein erwarten, daß die Ameisen mit den Termiten niemals zu gemischten Kolonien verschmelzen, denn dazu ist die Organisation der beiden zu verschieden. Dagegen steht der Bildung von zusammengesetzten Nestern (Termiten und Ameisen) durchaus nichts im Wege. Es wäre sogar auffallend, wenn die Ameisen von den Termitenbauten gar keinen Gebrauch machen würden, da sie doch sonst jede einigermaßen wohnliche Höhlung auszunützen verstehen.

Den Beziehungen zwischen Ameisen und Termiten wurde erst in den letzten Jahren einige Aufmerksamkeit geschenkt; trotzdem sind schon eine Reihe interessanter Tatsachen ans Licht gebracht worden.

Wie bei den „zusammengesetzten Nestern" der Ameisen, so können wir auch hier zwischen „zufälligen" und „gesetzmäßigen" Formen unterscheiden. Bei den ersteren dürfte es sich wohl meistens um „minder zufällige" (im Sinne Wasmanns) handeln, da die Ameisen doch sicherlich wohnlicher Vorteile halber die Termitennester aufsuchen. Irgend welche Beziehungen zwischen den Nachbarn bestehen hier nicht.

Was die gesetzmäßigen Formen betrifft, so handelt es sich meistens um Diebsameisen, die in die Räume ihrer Nachbarn einschleichen, um von deren Nahrungsvorräten, Brut usw. zu stehlen. Es kommen dabei natürlich nur solche Ameisen in Betracht, deren Arbeiter sehr klein sind. Die meisten dieser Diebe gehören, wie auch oben, der Gattung Solenopsis an, so wurden Sol. debilis, texana, carolinensis in Nordamerika und Sol. schmalzi, brevicornis usw. in Südamerika gewöhnlich oder regelmäßig in Termitennestern angetroffen. Auch die Gattung Brachymyrmex enthält mehrere Arten, welche als Diebe in Termitennestern leben (Br. termitophilus, patagonicus in Südamerika). Dasselbe gilt für die Gattung Monomorium, von welcher sowohl in Südamerika als auch in Südafrika, Madagaskar und Ceylon verschiedene Arten mit Termiten zusammenlebend gefunden wurden: M. heyeri For. bei Eutermes fulviceps Silv. (Südamerika), M. termitobium Forel bei Termes sikorae Wasm. (Madagaskar), M. decamerum bei Termes redemanni Wasm. (Ceylon).

Auch Carebara vidua Fr., die durch den riesigen Größenunterschied zwischen ♀ und ☿ bekannt ist, lebt regelmäßig in Termitennestern (Termes natalensis Hav.) und dürfte zu den Diebsameisen gehören. Wahrscheinlich hängt der Größenunterschied mit der diebischen Lebensweise ursächlich zusammen, da auch bei den anderen Diebsameisen (Solenopsis) die Weibchen den Arbeitern gegenüber auffallend groß sind.

„Nicht alle termitophilen Ameisen sind aber heimtückische Zwerge; es gibt unter ihnen auch friedlichere Gestalten von größerer Statur." So lebt die brasilianische Crematogaster victima subsp. alegrensis For. ausschließlich in den Bauten von Eutermes fulviceps Silv., und zwar, wie es scheint, in vollkommener Eintracht mit letzteren. „Vielleicht handelt es sich hier um einen gesetzmäßigen Fall der Parabiose Forels."

Ebenso friedlich und ebenso gesetzmäßig lebt in Südamerika Camponotus punctulatus subsp. termitarius Em. bei Termiten, und zwar gewöhnlich bei Eutermes- und Anoplotermes-Arten. Man nennt die Ameise daher auch „formiga de cupim", d. h. Termitenameise. Es scheint aber, daß es sich hier nicht nur um eine Parabiose, sondern um ein auf Gegenseitigkeit beruhendes Verhältnis handelt. Die Ameisen erhalten auf bequeme Weise eine passende Wohnung, und die Termiten genießen dafür den Schutz der kräftigen und mutigen Camponotus gegen andere karnivore Ameisenarten, welche gern auf die weichhäutigen Termiten Jagd machen. Wir dürfen dies daraus schließen, daß in den von unserem Camponotus bewohnten Termitennestern keine andere Ameisenarten als Mitbewohner vorhanden sind, während sonst oft vier bis fünf verschiedene Arten ein Termitennest heimsuchen. „Diese Termitenameisen wären somit als eine Art Schutztruppe der Termitenkolonien anzusehen, und ihr Verhältnis zu den letzteren würde demnach den Charakter einer protektiven Symbiose tragen, ähnlich jener, die zwischen den myrmekophilen Pflanzen und ihren Schutzameisen besteht." Wasmann führt für dieses Verhältnis, das unter den zusammengesetzten Nestern der Ameisen kein Analogon besitzt, den Terminus „Phylakobiose" ein.

Wahrscheinlich ist dieses Verhältnis nicht nur auf die einzige Ameisenart beschränkt, sondern wird die Zukunft uns noch mehrere Schutzameisen kennen lehren. Überhaupt dürfen wir auf dem Gebiete „Ameisen und Termiten", das noch kaum angeschnitten, noch manche Überraschung erwarten (s. darüber Wasmann 1901/1902).

Literatur.

Adlerz, Gottfried, Myrmecologiska Studier. I. *Formicoxenus nitidulus Nyl.* Stockholm 1884.

Adlerz, Gottfried, Myrmecologiska Studier. II (p. 234—248). Stockholm 1886.

Adlerz, Gottfried, Myrmecologiska Studier. III. *Tomognathus sublaevis Mayr.* Stockholm 1896.

André, Ed., Spécies des Hymenoptères etc. 2 (Suppl. 1), 841—851, 856—859. Beaune 1886.

Fielde, Adele M., Artificial mixed Nests of Ants. In: Biol. Bull. 5, 320—325, 1903.

Fabre, J. H., Nouveaux souvenirs Entomologiques. Paris 1882. „Les fourmis rousses".

Forel, Aug., Observations sur les Moeurs du *Solenopsis fugax.* In: Mitteil. d. schweiz. ent. Ges. 3 (1869).

Forel, Aug., Fourmis de la Suisse, 1874. V. Partie.

Forel, Aug., Etudes myrmecologiques en 1886. In: Ann. Soc. ent. Belg. 30 (über Formicoxenus usw.).

Forel, Aug., La Parabiose chez les Fourmis. In: Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 34, 380—384, 1901.

Forel, Aug., Fourmis termitophages, Lestobiose etc. In: Ann. Soc. ent. Belg. 45, 389—398, 1901.

Forel, Aug., *Strongylognathus Huberi* et voisins. Fourmilière triple etc. In: Bull. Soc. ent. Suisse 10, 273—282, 1900.

Forel, Aug., Ebauche sur les moeurs des fourmis de l'Amérique du Nord. In: Riv. Scienze Biol. 2, 1—13, 1900.

Forel, Aug., Faune myrmécolog. des Noyers. In: Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 39, 83—94, 1903.

Forel, Aug., Sklaverei, Symbiose und Schmarotzertum bei Ameisen. In: Mitteil. d. schweiz. ent. Ges. 11, 85 bis 89, 1905.

Forel, Aug., Miscellanea myrmecologiques II (1905). In: Ann. Soc. ent. Belgique 49, 171—172, 1905. (Über Wheeleria.)

Huber, Pierre, Fourmis indigènes etc., 1810 (Cap. VII—XII).

Janet, Chr., Conférence sur les Fourmis, p. 27—28. Paris 1896.

Janet, Chr., Rapports des Animaux myrmecophiles avec les Fourmis. Limoges 1897.

McCook, H. Cr., The shining slavemaker. In: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1880.

McCook, H. Cr., Agricultural Ant of Texas, 1880.

Reichenbach, H., Eine Sklavenjagd am Grafenbruch. In: Ber. Senkenb. Ges. 99 bis 104. Frankfurt 1894.

Silvestri, Fil., Contribuizone alla conoscenza dei Termiti e Termitofili dell'America meridionale. Portici 1903.

Wasmann, E., Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster 1891.

Wasmann, E., Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen usw., 2. Aufl. Freiburg i. Br. 1900.

Wasmann, E., Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. In: Allgem. Zeitschr. f. Entom. 6 (1901) u. 7 (1902). Sep. 78 Seiten. 1 Tafel.

Wasmann, E., Ursprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen. In: Biol. Zentralbl. 25 (1905).

Wasmann, E., Nochmals zur Frage über die temporär gemischten Kolonien und den Ursprung der Sklaverei bei den Ameisen. In: Ebenda 25 (1905).

Wheeler, W. M., The compound and mixed Nests of American Ants. In: Americ. Nat. 35 (1901).

Wheeler, W. M., Ethnological observations on an American Ant (*Leptothorax Emersoni Wheel.*). In: Journ. f. Psychol. u. Neurol. 2, 1 bis 31, 1903.

Wheeler, W. M., Three new Genera of Inquiline Ants from Utah and Colorado. In: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 20, 1—17, 1904.

Wheeler, W. M., A New Type of Social Parasitism among Ants. In: Ebenda, S. 347 bis 375.

Wheeler, W. M., An Interpretation of the Slave-Making Instincts in Ants. In: Ebenda 21, 1 bis 16, 1905.

Wheeler, W. M., Some Remarks on Temporary Social Parasitism and the Phylogenie of Sklavery among Ants. In: Biol. Zentralbl. 25, 637 bis 644, 1905.

Achtes Kapitel.

Die Beziehungen der Ameisen zu nichtsozialen Tieren.

(Individuelle Symbiose, Myrmekophilie.)

Wie gegen fremde Gesellschaften, so verhalten sich die Ameisen auch gegen die meisten fremden einzellebenden Tiere direkt feindlich. Jedoch kommen auch hier, wie im ersten Falle, Ausnahmen vor, d. h. positive Beziehungen, die sich in einem gesetzmäßigen Zusammenleben äußern. Das Gebiet dieser „positiven Beziehungen" (Myrmekophilie) ist ein ungeheuer weites, und wollte ich dasselbe nur einigermaßen erschöpfend behandeln, so müßte ich einen Band von ansehnlicher Dicke schreiben. Ich muß mich daher hier auf die Darstellung der allgemeinsten Punkte beschränken.

Fast alles, was wir über die positiven Beziehungen zwischen Ameisen und fremden Tieren wissen, verdanken wir E. Wasmann, der weit über hundert teils recht umfangreiche Arbeiten über dieses Thema veröffentlicht hat. Wasmann ist der Begründer der wissenschaftlichen Myrmekophilenkunde, und wenn auch manches schon vor ihm über Myrmekophilen bekannt geworden, so hat doch erst er uns in den weitaus meisten Fällen die wahre Natur dieser Gäste und deren Beziehungen zu den Ameisen kennen gelehrt, und hat außerdem zu den wenigen von früher her bekannten Fällen ein schier unabsehbares Heer neuer Tatsachen hinzugefügt.

* * *

Wir wollen alle gesetzmäßig in Gesellschaft der Ameisen vorkommenden, einzellebenden fremden Tiere als Myrmekophilen (im weiteren Sinne) bezeichnen. Das „gesetzmäßig" ist aber nicht etwa in dem Sinne aufzufassen, daß ein Myrmekophile niemals auch außerhalb der Ameisengesellschaft sich befinden bzw. frei leben kann, sondern es soll durch dieses Prädikat nur das rein zufällige Beisammensein fremder Tiere mit Ameisen, wie es ja durch Überschwemmungen oder Winde oder durch Verirren nicht selten bewirkt wird, ausgeschlossen werden. Die Vergesellschaftung braucht ferner auch nicht auf das eigentliche Nest der Ameisen beschränkt zu sein, sondern die Gesellschafter können auch außerhalb des Nestes (im weiteren Nestbezirk) sich aufhalten (Aphiden).

Bezüglich der Zeitdauer der Beziehungen ist ebenfalls der Spielraum ein ziemlich weiter: in manchen Fällen sind es nur längere oder kürzere Besuche, welche die Ameisen den Fremdlingen abstatten, in anderen Fällen halten sich die Myrmekophilen während eines bestimmten Entwickelungsstadiums (d. h. entweder nur als Ei oder nur als Larve oder nur als Imago) bei den Ameisen auf, während sie sonst ein freies Leben führen, oder endlich die Gäste sind während ihres ganzen Lebens an die Gesellschaft der Ameisen gebunden, machen ihre Entwickelung im Ameisennest durch usw.

Die Art der Beziehungen der Ameisen zu den fremden Tieren kann zweierlei sein: Entweder geht die Initiative zu dem Verhältnis von den Ameisen aus oder von den Fremdlingen, d. h. entweder suchen die Ameisen die Fremdlinge auf oder die Fremdlinge die Ameisen. Dieses Moment ist sehr wesentlich auch bezüglich der Folgen des Verhältnisses; im ersten Falle sehen wir der Ameisengesellschaft einen merklichen Nutzen erwachsen, im letzteren dagegen sehr häufig einen bedenklichen Nachteil. Der Unterschied ist so tief einschneidend, daß wir auf ihn die Einteilung der Myrmekophilen in zwei Hauptkategorien begründen. Das Verhältnis der ersten Art, in welchem die Ameisen der aktive Teil sind, nähert sich der Symbiose (im Sinne Hertwigs usw.), indem durch dasselbe beide Teile eine Förderung ihrer Lebensbedingungen erfahren. Der zweite Fall dagegen stellt schon mehr einen Parasitismus vor, oder wenigstens einen Kommensalismus, da hier fast stets nur der eine (der aktive) Teil, der „Gast", einen merklichen Vorteil genießt, während der passive Teil (die Ameisengesellschaft) entweder nichts profitiert oder mehr oder weniger stark geschädigt wird.

Innerhalb der zweiten Hauptgruppe lassen sich eine ganze Anzahl Unterkategorien unterscheiden, je nachdem die Ameisen den Eindringlingen (Gästen) gegenüber sich freundlich, indifferent oder feindlich verhalten usw.

A. Aktive Beziehungen.

(In denen die Ameisen die aktive Rolle spielen.)

Die einzige hierher gehörige Symbiosenform ist die sogenannte Trophobiose; dieselbe besteht in den Beziehungen der Ameisen zu den Aphiden, Cocciden, Lycaeniden-Raupen usw., welche wir oben bei der Ernährung bereits besprochen haben (s. Kap. V). Der Kitt dieser freundschaftlichen Beziehungen wird durch zuckerhaltige Exkremente oder Exkrete gebildet, welche die genannten Tiere produzieren und welche den Ameisen zur Nahrung dienen. Es gibt Ameisen, die ausschließlich von den Ausscheidungen der Aphiden usw. leben (z. B. Lasius flavus), andererseits aber auch solche, die nur nebenbei zu dieser Nahrung greifen. Ebenso gibt es auch Aphiden, Cocciden usw., welche ausschließlich bei Ameisen vorkommen und also streng myrmekophil sind, während andere nicht unbedingt an die Gesellschaft der Ameisen gebunden sind. Die Ameisen suchen ihr „Nutzvieh" entweder draußen auf, um es dort zu „melken", oder sie schleppen die süßen Tiere in ihr Nest, um die Nahrung gleich bei der Hand zu haben. Natürlich trifft letzteres nur für solche

Aphiden usw. zu, welche ohnehin eine unterirdische Lebensweise führen (Wurzelaphiden). Die Art und Weise, wie die Ameisen ihr „Nutzvieh" „melken", bitte ich an dem oben zitierten Ort nachzulesen.

Die Trophobiose ist, wie schon gesagt, ein gegenseitiges Verhältnis, aus welchem beide Teile Nutzen ziehen. Die Ameisen erhalten von den Aphiden usw. reichliche und wohlschmeckende Nahrung, und die letzteren genießen dafür den kräftigen Schutz der Ameisengesellschaft. Die Ameisen verteidigen ihr Nutzvieh mit demselben Eifer wie ihre eigenen Angehörigen bzw. ihre Brut; ja sie bauen sogar besondere Gehäuse um die oberirdisch lebenden Blattläuse, um sie so vor Feinden und Witterungseinflüssen zu schützen. Auch werden oft die Eier der Aphiden und die Puppen der Lycäniden von den Ameisen in ihre Nester eingetragen und dort zur Entwickelung gebracht.

Die trophobiotischen Beziehungen sind, wie wir gesehen, nicht überall von der gleichen Intimität; sondern wir können zwischen ganz gelegentlicher Ausübung derselben und vollständiger Abhängigkeit eine ganze Reihe vermittelnder Übergänge aufstellen, welche uns die phylogenetische Entwickelung andeuten. Im übrigen verweise ich auf die im Kap. V gegebenen Einzelheiten.

B. Passive Beziehungen.

(In denen die Ameisen die passive Rolle spielen oder wenigstens primär gespielt haben.)

Diese Art von Beziehungen bezeichnen wir als Myrmekophilie im eigentlichen (engeren) Sinne. Ihre Erscheinungen sind ungleich mannigfaltiger als die der Trophobiose, sowohl bezüglich der Grundlagen als auch bezüglich der Effekte; so drängen sich manche Myrmekophilen den Ameisen offen auf und verstehen es, trotz deren Verfolgung im Ameisennest zu verbleiben; andere schleichen sich heimlich und unbemerkt in die Ameisengesellschaft ein, und wieder andere erlangen gegen Darreichung angenehmer narkotischer Exsudate Einlaß in die sonst so exklusive Gesellschaft. Daß es keine altruistischen Motive sind, welche die „Gäste" in die Ameisengesellschaft führen, sondern rein egoistische, versteht sich von selbst. Die einen haben es auf den Raub der Brut abgesehen, die anderen suchen nur Obdach und Schutz, wieder andere nähren sich von den Exkreten der Ameisen usw.

Auch die Ameisen verhalten sich den verschiedenen Gästen gegenüber recht verschieden, indem sie dieselben entweder feindlich verfolgen oder vollkommen ignorieren oder aber freundschaftlich behandeln.

Nach diesem Verhalten teilen wir das große Heer der Myrmekophilen in folgende vier Kategorien[1]):

---

[1]) Ich folge hier der von Wasmann gegebenen Einteilung, da dieselbe mir am natürlichsten erscheint und auch vollkommen ausreichend ist. Außer Wasmann hat auch noch Janet eine Gruppierung der Myrmekophilen versucht, doch sind seine sechs Gruppen durchaus ungleichwertig, wie Wasmann (1901) dargelegt.

1. Feindlich verfolgte Einmieter oder Synechthren, welche in den Ameisennestern als Raubtiere von den Ameisen oder deren Brut leben. Das Verhältnis selbst bezeichnet man als Synechthrie.

2. Indifferent geduldete Einmieter oder Synoeken, die von den Ameisen (aus sehr verschiedenen Gründen und in sehr verschiedenem Grade) in ihrem Neste geduldet werden. Das Verhältnis = Synoekie.

3. Echte Gäste oder Symphilen, die von seiten der Ameisen eine wirklich gastliche Pflege genießen, von ihnen gefüttert, gepflegt und in manchen Fällen auch aufgezogen werden. Das Verhältnis = Symphilie.

4. Ekto- und Entoparasiten der einzelnen Ameisenindividuen oder der Ameisenbrut.

Natürlich sind diese Gruppen nicht immer scharf voneinander zu trennen, sondern zeigen gar nicht selten Übergänge, und es kommt häufig vor, daß man bei der oder jener Form in Verlegenheit gerät, welcher von den vier Gruppen sie zuzuschreiben ist. Wir müssen eben immer im Auge behalten, daß die verschiedenen Symbiosenformen nicht unabhängig voneinander entstanden sind, sondern sich allmählich auseinander entwickelt haben, wie z. B. die Symphilie stets entweder aus der Synechthrie oder der Synoekie hervorgegangen ist. Es kommt auch vor, daß zwei Symbiosenformen gemischt auftreten, so z. B. Symphilie oder Synoekie mit Ektoparasitismus usw.

Diese Momente dürfen uns aber nicht abhalten, Gruppen überhaupt aufzustellen, schon im praktischen Interesse, der besseren Übersichtlichkeit halber. Wir wollen nun die einzelnen Erscheinungen der Myrmekophilie etwas näher betrachten.

1. Synechthrie.

Die Beziehungen der Ameisen zu den Synechthren sind durchaus feindliche. Wo und wann nur immer eine Ameise mit einem solchen Gast zusammentrifft und ihn als Fremdling erkennt, da gibt es Balgereien. Mit sichtlicher Wut stürzt sie sich auf ihn, beißt ihn in die Beine, sucht ihn am Hinterleib zu fassen oder ihn mit ihrem Gift zu bespritzen. Gewöhnlich aber vermag der Gast seine Angreifer abzuwehren oder ihnen wenigstens zu entwischen. Übrigens kommen solche Renkontres gar nicht so häufig vor, als es auf den ersten Blick den Anschein hat. Denn die Synechthren suchen ein offenes Zusammentreffen mit den Ameisen möglichst zu vermeiden; sie halten sich die meiste Zeit verborgen, entweder vor dem Nesteingang oder in versteckten Winkeln im Nest, oder sie verschanzen sich sogar durch einen kleinen Erdwall vor den vorübergehenden Ameisen und wagen nur bei kühler Temperatur, vorzüglich nächtlicherweile, den Ameisenknäueln sich zu nähern. Dazu kommt, daß zwischen den Synechthren und den Wirtsameisen häufig eine gewisse Ähnlichkeit bezüglich der Körpergröße und Färbung besteht (Mimikry), so daß die Aufmerksamkeit der Ameisen durch einen solchen Gast möglichst wenig erregt wird (z. B. Myrmedonia funesta und Lasius fuliginosus oder M. humeralis und Formica rufa usw.).

Zu den gesetzmäßigen Synechthren sind eine ganze Anzahl Staphylinen (Käfer) zu zählen, vor allem aus der Gattung Myrmedonia, sodann auch

Myrmoecia, Lamprinus, Quedius brevis, Xantholinus atratus u. a. Sie leben, wie gesagt, meist als Raubtiere von den Ameisen und deren Brut und können dadurch der Kolonie empfindlichen Schaden zufügen.

2. Synoekie.

Ungleich mannigfaltiger sind die Erscheinungen der Synoekie, welche in der indifferenten Duldung der Gäste seitens der Ameisen besteht. Diese „Duldung" kann verschiedene Gründe haben: sie kann erstens darauf beruhen, daß die Ameisen die Gäste überhaupt gar nicht sehen oder erkennen — sei es wegen deren Kleinheit oder langsamen Bewegungen oder sei es, weil sie leblosen Gegenständen (Holzstückchen, Erdklümpchen usw.) gleichen —, oder zweitens darauf, daß die Ameisen die Gäste als „unangreifbar" oder „unerwischbar" kennen gelernt und deshalb von deren Verfolgung als aussichtslos Abstand nehmen.

Fig. 51.

Trilobitideus spec. (Käfer, Staphyline) als Beispiel des „Trutztypus". Nach einer Photographie von E. Wasmann.

Für die weitaus meisten Synoeken trifft der erste „Duldungs"-Grund zu; so werden die fast bei allen Ameisen vorkommenden winzigen Kollembolen (zur Gattung Beckia gehörig), ferner die vielen kleinen Staphylinen (Thiasophila, Notonecta, Homalota usw.) und andere einfach wegen ihrer Kleinheit von den Ameisen übersehen. Die bei den Waldameisen lebenden Monotoma-Arten (Cucujiden) dürften wohl wegen ihrer Holzähnlichkeit nicht erkannt werden; die verschiedenen glatten, runden Lathridier (Coluocera, Merophysia usw.), die meistens bei den körnersammelnden Aphaenogaster, Pheidole usw. vorkommen, täuschen vielleicht Samenkörner vor; die mit einem Tönnchen aus Erde umgebenen Clytra-Larven erscheinen den Ameisen einfach als ein Erdklümpchen usw.[1]). Diese Fälle ließen sich noch um ein Vielfaches vermehren. Es geht aus ihnen hervor, daß die Ameisen dabei eigentlich gar keine Rolle spielen; die „Duldung" ist rein negativer Natur und beruht lediglich auf dem Unvermögen der Ameisen, die Anwesenheit der „Gäste" wahrzunehmen.

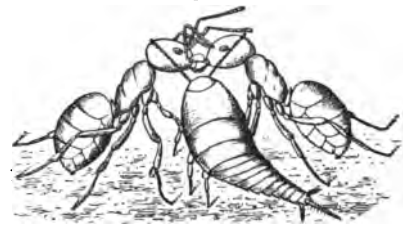
Anders dagegen bei der zweiten Gruppe von Synoeken, welche wegen ihrer Trutzgestalt oder „Unerwischbarkeit" usw. von den Ameisen geduldet werden. Hier handelt es sich um eine positive Duldung, wenn auch um eine aufgezwungene. Was würde es den Ameisen nützen, die hartschaligen glatten Histeriden oder den mit einem stachligen Schutzdach überwölbten Trilobitideus (Fig. 51) anzugreifen oder den überaus schnellen Oxypoda oder gar den blitzartig dahinhuschenden aalglatten Lepismen nachzustellen. Nur selten würden sie vielleicht einmal Erfolg haben nach endlosen Mißerfolgen. Und so ergeben sie sich denn „mit süß-saurer Miene" in ihr Geschick, zumal die

[1]) Noch vollständig unklar ist der Grund der indifferenten Duldung der fast bei allen Ameisen (oft massenhaft) vorkommenden weißen Assel (Platyarthrus hoffmannseggi); dieselbe ist so groß und auffällig, daß sie von den Ameisen jedenfalls nicht übersehen werden kann.

Gesellschafter ihnen keinen besonderen Schaden zufügen. Außerdem hüten sich diese Art von Synoeken auch, mit den Ameisen öfter als für ihre Zwecke nötig, zusammenzukommen, indem sie sich vielfach in entlegenen Winkeln, an Abfallplätzen usw. aufhalten.

Die Indifferenz der Ameisen gegen die Synoeken ist übrigens keineswegs überall absolut feststehend, sondern mitunter lassen die Ameisen letzteren auch recht deutlich ihr Mißtrauen fühlen. Besonders häufig trifft dies für die durch Wasmanns deszendenztheoretische Betrachtungen berühmt gewordenen Dinarda-Arten zu. Diese Staphylinen, die infolge ihres unangreifbaren Körperbaues (Trutztypus) und infolge der Geschmeidigkeit ihrer Bewegungen, „der Gewandtheit im Schwenken und Schwänzeln", von den Ameisen zwar für gewöhnlich geduldet werden, werden dennoch manchmal mißtrauisch behandelt und hier und da sogar auch verfolgt und angegriffen. Wasmann beobachtete des öfteren, wie eine Formica sanguinea längere Zeit sich anstrengte, eine Dinarda zu ergreifen, welch letztere aber stets heiler Haut entkam. Es ist klar, daß es bei einem solchen doch noch etwas unsicheren Verhältnis für die Gäste von größtem Vorteil ist, wenn sie die mißtrauische Aufmerksamkeit der Ameisen möglichst wenig erregen. Diese Bedingung ist bei den Dinarden dadurch erfüllt, daß sie eine gewisse Übereinstimmung in der Färbung und relativen Körpergröße mit ihren Wirten zeigen (Mimikry), wodurch die letzteren über die wahre Natur der Gäste getäuscht werden. Im Gegensatz zu den meisten der obigen Synoeken sind deshalb auch die verschiedenen Dinarda-Arten an ganz bestimmte Wirtsameisen gebunden.

Fig. 52.



Atelura formicaria Heyd. (Lepismatide) bei zwei sich fütternden Ameisen. Nach Janet.

Was die Zwecke betrifft, welche die Synoeken in den Ameisennestern verfolgen, so sind diese sehr mannigfaltig. Entweder leben sie nur von den Nahrungsabfällen ihrer Wirte oder sie wollen von den eingetragenen Nahrungsvorräten (Körnern) profitieren (Coluocera, Merophysia, Lepisma?), oder aber sie haben es auf die Leichen abgesehen, die sie in Stücke zerreißen und verzehren (Dinarda); manche nehmen ferner in diebischer Weise an der Fütterung zweier Ameisen teil (Fig. 52), indem sie sich zwischen denselben aufstellen und an dem austretenden Futtersaftstropfen mitlecken (Atelura, Myrmecophila, ausnahmsweise Dinarda), andere dagegen wollen nur die Oberfläche der Ameisen, um der dort ausgetretenen Sekrete willen, belecken (Myrmecophila), und wieder andere endlich leben als Räuber von der Brut ihrer Wirte.

Letzteres ist aber bei den Synoeken relativ selten: Wasmann beobachtete die Ausübung des Räuberhandwerks einige Male bei Dinarda, welche an kokonlosen Puppen und Eiern ihrer Wirte fraßen, ferner Silvestri bei einer Ameisengrille (Myrmecophila), und ich selbst konnte mich von der Räubernatur eines anderen Synoeken, der Clytra-Larve, überzeugen. Sehr

originell ist die Art und Weise, wie letztere ihr Handwerk betreibt. Wie schon gesagt, sind diese Larven mit einem Tönnchen aus Erde umgeben, welches etwa birnförmige Gestalt hat und auf der vorderen Seite geöffnet ist. Beim Laufen kommt die Larve nur so weit aus dem Gehäuse hervor, daß die Brustfüße frei werden, während das Abdomen mit dem Tönnchen senkrecht nach aufwärts gerichtet ist. Sobald nun eine Ameise einer solchen Larve begegnet und sie nur aufs leiseste berührt, so zieht sich letztere momentan zurück, und zwar so weit, daß die vordere Hälfte des Tönnchens leer steht. In dieser Haltung liegen die Larven längere Zeit regungslos da. Die Ameisen finden an dem Kokon nichts auffälliges; es erscheint ihnen im Gegenteil der vordere leere Abschnitt des Larvengehäuses als ein besonders passender Platz zur Unterbringung ihrer Eier, die sie denn auch dahin tragen; kaum aber haben sie einige deponiert, so kommt die im Hintergrunde lauernde Larve hervor und läßt sich die vorgesetzte Speise wohlschmecken.

Im allgemeinen ist aber der Schaden, welcher den Ameisen durch die Anwesenheit der Synoeken erwächst — abgesehen von den letztgenannten, relativ seltenen Fällen von Brutraub — nur ein sehr geringer. Denn das bischen Nahrung, welches die wenigen winzigen Gäste den Ameisen wegstehlen, kommt kaum in Betracht. Ja, viele Synoeken bringen den Ameisen sogar einen, wenn auch geringen, Nutzen[1]) durch Verzehren der modernden Abfälle, Leichen usw.; Myrmecophila reinigt durch das Belecken die Ameisen und Dinarda kann eine sehr gefährliche Krankheit der Ameisen, die Milbenräude, unterdrücken. Nach Wasmann gehören nämlich zur Speisekarte der Dinarden außer den oben genannten Gerichten auch die Larven und Nymphen der in den Nestern ihrer Wirte wohnenden Acarinen. Indem sie nun diese wegfressen, verhindern sie die massenhafte Vermehrung der für die Ameisen oft so verhängnisvollen Parasiten (Tyroglyphus wasmanni u. a.).

Die Zahl der Synoeken ist Legion und es gehören ihnen jedenfalls weitaus der größte Teil aller Myrmekophilen an. Bis jetzt sind etwa 800 Arten indifferent geduldeter Ameisengäste bekannt, doch stellt diese Zahl sicher nur einen Bruchteil aller existierenden dar (Wasmann berechnet die Zahl derselben auf mindestens 3000). Denn da die Synoeken im allgemeinen wenig morphologische myrmekophile Anpassungscharaktere besitzen, so ist man bezüglich ihrer Beziehungen zu den Ameisen lediglich auf die direkte Beobachtung angewiesen; die wenigsten tropischen Ameisennester sind aber bis jetzt daraufhin untersucht.

3. Symphilie.

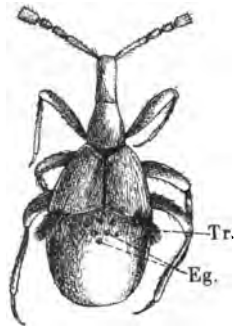
Das Benehmen der Ameisen gegen die Symphilen ist ein durchaus freundschaftliches. Wir können aber verschiedene Grade von Freundschaft beob-

[1]) Der Nutzen, der den Ameisen aus der Synoekie erwachsen kann, ist aber nicht zu vergleichen mit dem Nutzen, der ihnen aus der Trophobiose erwächst. Denn ersterer ist nur ganz geringfügiger und gelegentlicher Natur, während doch die Trophobiose für viele Ameisen die Hauptlebensbedingung darstellt.

achten: in dem einen Falle besteht die ganze Freundschaft darin, daß die Ameisen ihre Gäste nur ganz gelegentlich und flüchtig belecken (Histeriden); in dem anderen Falle dagegen ist die Beleckung eine regelmäßige und intensive, und werden die Gäste von den Ameisen außerdem herumgetragen oder auf andere Weise herumtransportiert (Paussiden); auf der nächst höheren Stufe der Symphilie werden die Gäste auch noch aus dem Munde der Ameisen gefüttert; und auf der höchsten Stufe endlich werden überdies sogar die Larven der Gäste gefüttert und aufgezogen (Lomechusa). Wir haben hier eine Reihenfolge von Beziehungen vor uns, deren Anfangsstufe noch sehr an die Synoekie erinnert, und deren Endstufe den Beziehungen der Ameisen zu ihrer eigenen Brut oder zu ihren eigenen Königinnen beinahe gleichkommt.

Wodurch vermögen die Symphilen die freundschaftlichen Gefühle der Ameisen wachzurufen? In erster Linie sind es Exsudate, welche die Gäste ausschwitzen und welche auf die Ameisen einen angenehmen narkotischen Reiz ausüben. Diese Exsudate bilden die Grundlage, auf der die Symphilie, welcher Stufe sie auch angehören mag, basiert ist. Wir dürfen bei jedem Gast, bei welchem die Symphilie durch Beobachtung festgestellt ist, mit Sicherheit auf das Vorhandensein von Exsudatorganen schließen.

Fig. 53.



Claviger spec. *Tr.* Trichome, *Eg.* Exsudatgruben. Nach Wasmann.

Diese sind äußerlich meistens leicht zu erkennen an besonders auffallenden Poren oder Porengruben (Fig. 53, *Eg.*) und vor allem an den sogenannten „Trichomen", das sind goldgelbe steife Härchen oder Borsten, mit welchen in weitaus den meisten Fällen die Austrittstellen der Exsudatdrüsen besetzt sind. Sie dienen zweifellos als Reizborsten, indem sie bei der Beleckung durch die Ameisen gezerrt werden und dadurch einen sekretionsvermehrenden Reiz auf die inneren Exsudatsorgane („adipoide Drüsen") ausüben (vgl. Wasmann 1903). Die Trichome stehen entweder vereinzelt über die ganze Oberfläche zerstreut (z. B. Hetaerius) oder in größeren oder kleineren Reihen und Büscheln vereinigt an den verschiedensten Stellen des Körpers, wie an den Seiten der ersten Abdominalsegmente (Lomechusa), an den Hinterecken der Flügeldecken (Claviger, Fig. 53, *Tr.*), an den Fühlern (Paussus) usw. Je zahlreicher und besser ausgebildet die Trichome sind, desto freundlicher wird natürlich das Benehmen der Ameisen gegen die Gäste und desto intimer wird das Verhältnis.

Die Exsudatorgane (Poren, Trichome) sind aber nicht die einzigen Anpassungscharaktere der Symphilen, sondern es haben sich im Gefolge derselben noch eine ganze Reihe anderer Umbildungen an den Gästen vollzogen. Ich nenne hier nur die wichtigsten. Zunächst die eigenartigen Fühlerbildungen! Die ursprüngliche Funktion der Fühler als Geruchsorgan ist bei denjenigen Gästen, die von den Ameisen vollständig unterhalten und gepflegt werden, mehr oder weniger überflüssig geworden und so

konnten sich diese Organe in den Dienst der Symphilie stellen. Dies geschah in zweifacher Weise: entweder wurden sie zu Verständigungs- oder aber zu Transportorganen. Die Ameisen bedienen sich zur gegenseitigen Verständigung der Fühler, indem sie sich betasten oder „betrillern". Um nun ordentlich „mittrillern" zu können, sind die Fühler bei manchen Symphilen „taktstockförmig" oder „keulenförmig" umgebildet (z. B. Claviger, Fig. 53). Wo die Fühler dagegen als Transportorgane dienen — wie bei Paussus (Fig. 54), der seiner Größe wegen nicht getragen werden kann und infolgedessen an den Fühlern fortgezogen wird (bei Störungen des Nestes usw.) — da sehen wir dieselben möglichst massiv, mächtig verbreitert und mit Zacken usw. versehen, die den Ameisenkiefern gute Angriffspunkte darbieten.

Als eine weitere Gruppe von symphilen Anpassungsmerkmalen sei die Reduktion der Mundteile genannt, welche bei solchen Gästen, die von den

Fig. 54.

Fig. 55.

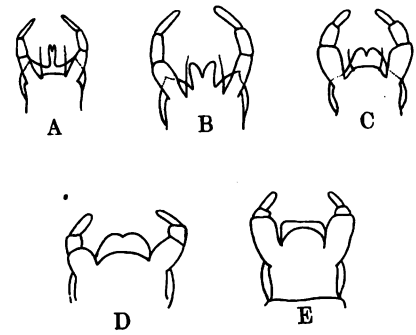


Fig. 54. Transport eines Paussus durch eine Pheidole-☿. *Tr.* Trichome.

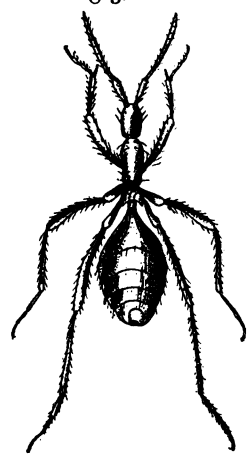
Fig. 55. Zungenbildung verschiedener myrmekophiler Staphylinen. A von Dinarda hagensi Wasm.; B von Myrmedonia funesta Grv.; C von Atemeles paradoxus Grv.; D von Xenodusa cava Lec.; E von Lomechusa strumosa F. Nach Wasmann.

Ameisen gefüttert werden, stets zu beobachten ist. Sie betrifft einmal die Lippen- und Kiefertaster, welche in den extremen Fällen (Claviger) nur noch als winzige Rudimente vorhanden sind, und sodann auch die Zunge, welche gewöhnlich verkürzt und verbreitert ist, um als Löffel zur Auffangung des von der Ameise dargereichten Futtersafttropfens dienen zu können (Fig. 55).

Endlich ist noch die Mimikry als eine bei Symphilen häufig vorkommende Erscheinung zu erwähnen. Schon oben bei den Synechthren wiesen wir auf die Übereinstimmung von Gast und Wirt bezüglich der Färbung und Größe hin; sie diente dort dazu, die Erregung der feindlichen Aufmerksamkeit der Ameisen möglichst zu verhindern. Hier bei der Symphilie, wo die Ameisen infolge des Exsudats der Gäste ohnehin freundschaftlich reagieren, muß die Mimikry einen anderen Zweck haben. Wasmann sieht denselben darin, das Verhältnis noch intimer zu gestalten und den Gast „gleichsam als Familienmitglied einzuführen". Nicht bei allen Symphilen treffen wir Mimikry;

ferner ist sie auch bei den einzelnen Gästen überaus verschieden und richtet sich hauptsächlich nach dem Sehvermögen der Wirte. Bei den Gästen blinder oder fast blinder Ameisen (Eciton usw.) beschränkt sich die Nachahmung auf die Skulptur der Oberfläche, die Behaarung und die Form, da ja diese Eigenschaften allein von den blinden Wirten wahrgenommen werden können (vermöge des Fühlertastsinnes). Das Höchste in dieser Beziehung ist bei einem Eciton-Gast verwirklicht, bei Mimeciton pulex Wasm. (Staphyline), der es sogar fertig brachte, die Ameisentaille nachzuahmen (Fig. 56). Bei den Gästen gutsehender Ameisen dagegen bezieht sich die Mimikry auch auf das Kolorit. Doch zeigt in solchen Fällen oft die Form des Gastes mit der der Wirtsameise an und für sich auffallend geringe Ähnlichkeit, und dennoch ist es schwer, den betreffenden Gast, der sich mitten unter den Ameisen aufhält, herauszufinden, da durch seine Haltung (aufgerolltes Abdomen usw.) Lichtreflexe erzeugt werden, durch die eine Ameisenähnlichkeit vorgespiegelt wird (Lomechusa).

Fig. 56.

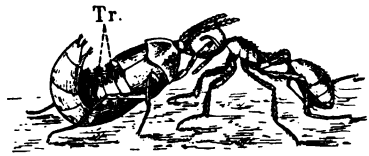


Mimeciton pulex Wasm. (Käfer), Beispiel einer hochgradigen Mimikry. Nach Wasmann.

Ich kann hier nicht weiter auf dieses schier unerschöpfliche Thema eingehen, ebensowenig auf die zahlreichen sonstigen speziellen Anpassungserscheinungen der Myrmekophilen (Rückbildung der Flügel und Tarsen, Ausbildung von Hafthaaren usw.), da dies viel zu viel Raum beanspruchen würde, und ich ja nicht eine Naturgeschichte der Ameisengäste, sondern eine solche der Ameisen geben will.

Die Anpassungscharaktere, die wir eben kennen gelernt, sind so charakteristisch, daß wir bei dem Vorhandensein derselben mit großer Sicherheit auf die symphile Lebensweise des betreffenden Tieres schließen können, selbst wenn wir keine direkte Beobachtung darüber besitzen[1]) (im Gegensatz zu den Synoeken, deren Ameisenbeziehungen meistens nur durch direkte Beobachtungen festgestellt werden können).

Fig. 57.



Fütterung eines Atemeles durch seine Wirtsameise (Myrmica). *Tr.* Trichome. Nach Wasmann.

Was das Benehmen der Symphilen gegen die Ameisen betrifft, so ist dieses ein höchst ungeniertes und furchtloses. Sie meiden nicht nur nicht ein Zusammentreffen mit den Ameisen, wie die Synechthren und Synoeken, sondern suchen dieselben sogar mit Vorliebe auf und mischen sich mitten unter

[1]) Die symphilen Anpassungscharaktere können so überhandnehmen, daß die natürliche systematische Stellung der betreffenden Gäste dadurch vollkommen verschleiert wird, und daß es der eingehendsten Untersuchung auch der inneren Organisation bedarf, um unter der symphilen Maske die wahre Natur zu erkennen (Paussus, Claviger, Lomechusa usw.).

den dichtesten Ameisenknäuel. Man sieht sie nur selten allein, meistens sind sie von Ameisen umgeben. Sie unterhalten auch einen regen Fühlerverkehr mit ihren Wirten, der entweder zur Schmeichelei und Täuschung (aktive Mimikry) dient oder aber als Aufforderung zur Fütterung. Manche Symphilen (Atemeles) „äffen den geselligen Verkehr der Ameisen in so erstaunlich hohem Grade nach, daß sie, wenn sie eine Ameise zur Fütterung auffordern wollen, hierzu nicht nur ihre Fühler nach Ameisenart verwenden, sondern überdies sogar die Vorderfüße nach Ameisenart erheben und die Kopfseiten der fütternden Ameise streicheln". Andere klettern auf ihren Wirten herum, um sie abzulecken (Fig. 58) oder klammern sich an ihren Fühlern oder sonst wo oder auch auf der Ameisenbrut fest, um sich so direkt oder indirekt transportieren zu lassen (passiver Transport) usw.

Was suchen nun die Symphilen bei den Ameisen? So übereinstimmend die Grundlage der Symphilie ist (Exsudate), so mannigfaltig und verschieden sind die Zwecke, welche die „echten Gäste" in der Ameisengesellschaft verfolgen. Die einen haben es auf die Brut ihrer Wirte abgesehen (Paussus, Lomechusa), die anderen benutzen den Aufenthalt im Ameisennest dazu, ihre Eier in die Larven der sie bewirtenden Ameisen abzulegen (die Proctotrupiden Tetramopria und Solenopsia), und wieder andere lassen sich aus dem Munde der Ameisen füttern und auch ihre Larven aufziehen (Atemeles, Lomechusa). Sodann gibt es auch Symphilen, welche ihre gastfreundlichen Wirte anstechen, um ihnen Blut abzuzapfen (Thorictus); andererseits kennen wir aber auch harmlosere „echte Gäste", welche sich damit begnügen, das auf der Oberfläche der Ameisen ausgeschiedene Sekret abzulecken. Solch harmlose Geschöpfe gehören aber zu den Seltenheiten (bis jetzt nur einige Oxysoma-Arten), und wir dürfen wohl behaupten, daß die Symphilie der Ameisengesellschaft im allgemeinen Schaden bringt. Da die Symphilen (mit Ausnahme vielleicht des letztgenannten Oxysoma) der Gesellschaft der Ameisen keinen wirklichen Nutzen verschaffen — das Exsudat ist ja kein Nahrungsmittel, sondern lediglich Genußmittel (Luxus) —, so bedeutet schon jede Pflegehandlung, welche die Ameisen diesen Gästen zuteil werden lassen, an und für sich eine Vergeudung, einen Verlust von Arbeit für den Staat. Abgesehen davon aber schädigen die meisten Symphilen die Ameisen auch noch direkt, indem sie, wie wir gesehen, die Brut der letzteren verzehren oder deren Larven mit

Fig. 58.

Oxysoma oberthüri an seinem Wirt (Myrmecocystus viaticus) leckend.

Eier belegen usw. Der Schaden kann mitunter ganz gewaltig werden, wie z. B. durch Lomechusa, durch deren Anwesenheit die Erziehung krüppelhafter Zwischenformen (Pseudogynen), welche weder zur Arbeit, noch zur Fortpflanzung tauglich sind, veranlaßt wird und so die Existenz des ganzen Staates in Frage gestellt werden kann (s. Kap. II, S. 51).

Die Symphilie bedeutet (wenigstens in weitaus den meisten Fällen) für die Ameisen eine soziale Krankheit, wie etwa der Alkoholismus für die Menschenstaaten[1]). Derartige schädliche Liebhabereien können nur in Gesellschaften auftreten, da in denselben den einzelnen Individuen der Kampf ums Dasein wesentlich erleichtert ist gegenüber den solitären Tieren. Es wird an der Naturzüchtung liegen, diese schädlichen Momente, die erst nachträglich, nachdem die Staatenbildung (die sozialen Instinkte) perfekt geworden, im Gefolge eben dieser aufgetreten sind, zu entfernen. Und zwar dadurch, daß die Instinkte oder Triebe, auf Grund deren die schädliche Liebhaberei sich entwickelt hat, entweder ausgemerzt oder wenigstens eingeengt werden. Bei unserem Falle würde es sich darum handeln, den Brutpflege- und Fütterungsinstinkt der Ameisen derartig einzuengen, daß er nicht mehr durch irgend welche fremde Reizmittel (Exsudate) ausgelöst werden kann, sondern nur noch auf die eigenen Nachkommen und die eigenen Kameraden reagiert. Ist dies möglich, ohne dadurch die Grundlagen des Gesellschaftslebens zu lockern, so wird die Naturzüchtung dies auch fertig bringen; im anderen Falle dagegen werden eben diejenigen Staaten, welche an einem solch verderblichen Luxus kranken, allmählich dem Untergange entgegengehen.

Wasmann glaubt in der Symphilie einen Beweis gegen die Selektionslehre gefunden zu haben, da ein so schädlicher Instinkt wie „der Symphilieinstinkt", unmöglich durch die Naturzüchtung, die doch nur nützliche Eigenschaften aufkommen läßt, entstanden sein könne. Das Irrige dieser Anschauung ergibt sich aus dem eben Gesagten ohne weiteres. Wasmann müßte dann ebensogut im Alkoholismus einen Beweis gegen das Selektionsprinzip erblicken, da es doch kaum etwas schädlicheres für den Menschenstaat geben kann als den „Alkoholinstinkt". Im übrigen muß ich bezüglich dieser Frage auf die Polemik zwischen Wasmann und mir verweisen (Wasmann 1899, 1903, Escherich 1899, 1902).

Die Zahl der Symphilen ist eine ziemlich große und dürfte mehrere Hundert erreichen. Meistens sind es Käfer, die hierher gehören: die Lomechusinen (Staphylinen), die Clavigeriden, Gnostiden, Paussiden, Thorictiden, Hetaeriinen (Histeriden), ferner die Gattungen Amphotis, Lomechon, Amorphocephalus, sodann einige Proctotrupiden (Tetramopria, Solenopsia) usw. Bei der Intimität zwischen Symphilen und Ameisen ist es von vornherein klar, daß die Symphilen im allgemeinen weniger international sind als die Synoeken, d. h., daß sie auf bestimmte Wirtsameisen angewiesen sind, so leben z. B. die meisten Paussus-Arten ausschließlich bei Pheidole, Claviger bei Lasius usw.

[1]) Auch der Alkoholismus wirkt direkt und indirekt schädlich: direkt, indem durch ihn die einzelnen Individuen sich ruinieren und degenerierte Nachkommen erzeugen; indirekt, indem die viele Arbeit, die auf die Herstellung des Alkohols (Bier, Wein) verwandt wird, nützlichen Tätigkeiten entzogen wird.

Einige Symphilen, wie die Atemeles-Arten, sind doppelwirtig, d. h. sie haben zwei normale Wirtsameisen (Myrmica und Formica), bei denen sie sich abwechselnd aufhalten, und zwar bringen sie die Wintersaison im Myrmica-Nest zu, die Sommersaison im Formica-Nest, wo auch ihre Larven aufgezogen werden. Über die „internationalen" Beziehungen der Symphilen siehe Wasmann (1891).

4. Ekto- und Entoparasiten.

Die meisten der bisher besprochenen Gäste haben sich als mehr oder weniger ausgesprochene Schmarotzer der Gesellschaft erwiesen und wir können sie daher als „Sozialparasiten" bezeichnen. Wir treffen aber in den Ameisennestern nicht selten auch „Individualparasiten", welche in oder auf dem Körper der Ameisen oder deren Brut leben, um sich von deren Säften zu ernähren. Wie allgemein üblich, teilen wir diese Schmarotzer in Ento- und Ektoparasiten ein.

Von den ersteren haben wir oben bei der Besprechung der Polymorphismusformen (Kap. II, S. 42) schon ein Beispiel kennen gelernt: nämlich Würmer aus der Gattung Mermis, welche mitunter im Abdomen einzelner Ameisen vorkommen und dadurch sogar formverändernd wirken können, indem das Abdomen mächtig ausgedehnt und in Relation damit Brust und Kopf verkleinert wird („mermitophore Exemplare").

Andere Entoparasiten leben in den Pharyngealdrüsen (siehe Kap. I, S. 24) der Ameisen: es sind dies winzige Nematoden (Pelodera janeti Lac.-Duth.), welche durch den Mund in die schlauchförmigen Drüsen eindringen und sich auf Kosten des Drüsensekretes entwickeln. Sie bleiben hier aber nur kurze Zeit, d. h. so lange, bis sie den zum freien Leben nötigen Zustand erreicht haben. Die befallenen Ameisen scheinen durch die Anwesenheit der Würmer wenig belästigt zu werden, obwohl die Zahl der letzteren mitunter mehrere Hundert betragen kann.

Zu den Entoparasiten sind weiter die verschiedenen kleinen Zehrwespchen, insbesondere Braconiden, Chalcididen und Proctotrupiden (Elasmosoma, Pachylomma, Eucharis, Tetramopria, Solenopsia usw.) zu rechnen, welche ihre Eier in den Körper der Ameisen oder deren Larven ablegen, wo sie sich auf Kosten ihrer Wirte bis zur Imago entwickeln. Manche dieser Zehrwespchen, wie z. B. die beiden letztgenannten flügellosen Gattungen, haben sich, um ihr unsauberes Handwerk möglichst bequem und sicher betreiben zu können, mit dem Deckmantel eines guten Freundes umhüllt, d. h. die Eigenschaften eines „echten Gastes" (Symphilen) angenommen. Sie haben sich dadurch soweit in das Vertrauen ihrer Wirte zu stehlen gewußt, daß sie sich ungeniert und ohne Gefahr unter ihnen bewegen können, ja sogar von ihnen noch beleckt und gepflegt werden, während sie an ihre Wohltäter die totbringenden Geschenke verteilen.

Eine ganz ähnliche Verbindung von Entoparasitismus und Symphilie finden wir bei den flügellosen winzigen, bei Solenopsis bzw. Eciton lebenden Fliegen, Commoptera solenopsidis und Ecitomyia wheeleri,

indem diese ebenfalls symphile Eigenschaften (Exsudatdrüsen) besitzen und letztere wohl — wie die Zehrwespchen — dazu benutzen, ungestört ihre Eier an ihren Wirten ablegen zu können.

Apocephalus pergandei, eine andere zu den Phoriden gehörige Fliege, geht viel offener vor; sie versucht ihre Eier nicht, wie ihre beiden Vettern, auf hinterlistige Weise ihrem Opfer einzuführen, sondern sie tut dies im offenen Kampfe, der oft mehrere Stunden dauern kann. Die betroffene Ameise ist dem Tode verfallen; denn die Entwickelung der Fliege findet in dem Kopfe derselben statt, welcher von der Larve allmählich radikal ausgefressen wird, so daß er eines Tages vom Rumpfe fällt. Man hat die Fliege deshalb auch als „Ameisenscharfrichter" gekennzeichnet.

Weit größer ist das Heer der Ektoparasiten. Das Hauptkontingent dazu stellen die Milben; hat doch Berlese kürzlich in einem starken Bande nicht weniger als 61 myrmekophile Arten aus nur einer Familie (Gamasiden) beschrieben. Ich gehe hier nur auf einige Fälle ein, aus denen aber zur Genüge hervorgeht, wie mannigfaltig und interessant die Beziehungen zwischen Ameisen und Milben sich gestalten können.

Beginnen wir mit dem winzigen Loelaps oophilus Wasm. Derselbe sitzt mit Vorliebe auf den Eiern der Ameisen, ohne aber, wie man a priori annehmen möchte, daran zu saugen; er wird vielmehr bei der Beleckung der Eiklumpen durch die Wirte mit ernährt — eine Ernährungsweise die Wasmann als „Syntrophie" bezeichnet hat.

In den Nestern von Formica sanguinea findet man häufig den Sarcoptiden Tyroglyphus wasmanni Mon. Er lebt als entwickeltes Geschlechtstier, sowie als normale Larve und Nymphe von Ameisenleichen usw. Dagegen sitzen die im Hypopusstadium befindlichen heteromorphen Nymphen dieser Milbe am Körper der Ameisen, und zwar stets mit dem Kopf gegen die Spitze des betreffenden Körpergliedes der letzteren gerichtet. Nicht selten verursachen diese Hypopen durch ihr massenhaftes Überhandnehmen eine wahre Milbenräude, zu vielen Hunderten jede Ameise wie mit einer grauen Kruste bedeckend, bis die ganze Kolonie an dieser Seuche schließlich eingeht (Wasmann 1898).

Eine andere Milbe, Discopoma comata Berl., hält sich mit Vorliebe auf dem Abdomen der Ameisen auf und zwar zu dem Zweck, eine der dünnen Intersegmentalhäute mit ihrem Rüssel zu durchbohren und so die Nahrung aus den Säften ihres Wirtes zu beziehen.

Ganz eigenartig sind die Beziehungen zwischen den verschiedenen Antennophorus-Arten und ihren Wirten (Lasius niger, flavus, mixtus). Wie Ch. Janet zuerst feststellte, und Wasmann und Karawaiew mehrfach bestätigten, sitzt diese Milbe meistens auf der Unterseite des Ameisenkopfes (siehe Fig. 59 A), und zwar in der Weise, daß sie sich mit den drei hinteren Beinpaaren festhält, während sie die langen vorderen Beine fühlerartig ausstreckt. Mit diesen Pseudofühlern nun streichelt und kitzelt sie ihre Wirtin an der Kehle und an den Seiten des Kopfes so lange, bis diese einen Futtersaftstropfen heraufwürgt, den der Parasit dann aufleckt. Antennophorus wird also aus dem Munde seiner Wirte gefüttert. Wir dürfen jedoch diesen Vorgang nicht in

einem Atem mit der Fütterung, die den „echten Gästen" (Lomechusa, Atemeles usw.) von seiten ihrer Wirte zuteil wird, nennen; denn hier handelt es sich um einen „freiwilligen", d. h. auf instinktiver Zuneigung beruhenden Akt, während die Antennophorus-Fütterung lediglich Reflex ist. Nichts liegt den Ameisen weniger im Sinn, als ihre „lebenden Maulkörbe" zu füttern; im Gegenteil, sie machen oft „verzweifelte Anstrengungen den unverschämten Kerl abzustreifen", ohne aber Erfolg damit zu haben. Wasmann bezeichnet daher sehr treffend das Verhältnis des Antennophorus zu den Ameisen als eine Karikatur des „echten Gastverhältnisses" (Symphilie).

Ein Seitenstück zu Antennophorus bildet das sogenannte „lebende Halsband": d. i. eine Fliegen-(Phoriden-)Larve, welche normalerweise in der Halsregion der Ameisenlarven (Pachycondyla) sich festsetzt, dieselbe wie ein Halsband umgebend (Fig. 59 C). Wenn nun die Ameisenlarve gefüttert wird, was bei Pachycondyla durch Vorsetzen von Insektenstücken usw. geschieht, so nimmt auch das „Halsband" an der Mahlzeit teil. Ist die dargereichte Nahrung vollkommen aufgezehrt, so kommt es vor, daß der Schmarotzer seinen Kopf nach den benachbarten Ameisenlarven ausstreckt, ob bei ihnen vielleicht noch etwas zu haben sei. Oder sie zwicken ihre Wirte tüchtig in die Haut, damit diese unruhig

Fig. 59 C.

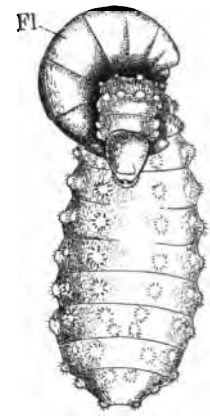


Fig. 59 A.

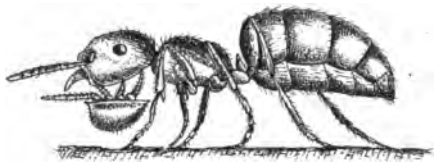
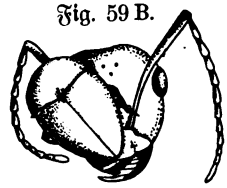


Fig. 59 B.



Verschiedene Ektoparasiten der Ameisen. A Antennophorus an der Unterseite des Kopfes eines Lasius-♀ sitzend (nach Janet); B Thorictus foreli an dem Fühlerschaft eines Myrmecocystus-♀ (nach Wasmann); C Phoriden-Larve (Fl) am Halse einer Pachycondyla-Larve sitzend (nach Wheeler).

werden und dadurch die fütternden Arbeiter veranlassen, neue Nahrung vorzusetzen! Warum die Arbeiter ihre Larven nicht von den lästigen und diebischen Halsbändern befreien (ob dieselben vielleicht zu fest sitzen?) darüber wissen wir nichts.

Noch auffälliger erscheint die Duldung eines anderen Ektoparasiten, nämlich des Käfers Thorictus foreli Wasm., der seinen normalen Sitz an dem Fühlerschaft seiner Wirte (Myrmecocystus viaticus F.) hat (Fig. 59 B). Er ist den Ameisen ungeheuer lästig, weshalb die befallenen Individuen sich auch die größte Mühe geben ihn loszuwerden. Es ist sehr drollig, sie dabei zu beobachten, wie sie mit den Beinen den ungebetenen Gast fortzuschieben oder wie sie den Fühler durch Spalten zu ziehen suchen, um so die Last abzustreifen, oder wie sie mit dem Gast fest an die Wand oder den Boden trommeln usw. Aber alle Anstrengungen bleiben erfolglos, zumal niemals einer der Kameraden an dem Befreiungswerke mithilft. Im

Gegenteil, die thorictusfreien Arbeiter scheinen sogar noch Gefallen an den Fühlerreitern zu besitzen, denn man sieht sie zuweilen deren Oberfläche belecken nach Art der „echten Gäste".

Was treiben nun diese Gäste die ganze Zeit an den Fühlern der Ameisen? Höchst wahrscheinlich stechen sie mit ihren Kiefern die Fühler an, um das aus den so gesetzten Löchern ausfließende Blut aufzulecken. Trifft diese Annahme, die nach den von Wasmann vorgebrachten Gründen höchst wahrscheinlich ist, wirklich zu, so haben wir hier die Verbindung des „echten Gastverhältnisses" mit Ektoparasitismus. Zweifellos ist hier letzterer sekundär zur Symphilie hinzugekommen; denn die meisten anderen Thorictus-Arten sind nicht antennophil und leben als Symphilen oder Synoeken von den Abfällen und Leichen ihrer Wirte. Anders bei den obigen entoparasitisch lebenden Symphilen (Tetramopria usw.): bei ihnen war der Parasitismus das primäre Element, da alle Proctotrupiden Parasiten sind, und hat sich die Symphilie erst sekundär im Anschluß an diesen herausgebildet.

* * *

Wie eingangs schon erwähnt, mußte ich mich hier darauf beschränken, das äußerst interessante und schier unerschöpfliche Thema der Myrmekophilenkunde nur ganz skizzenhaft zu behandeln. Vielleicht ist es mir trotzdem gelungen, auch dem Fernstehenden einen Begriff von der Wunderwelt, die uns durch den Jesuitenpater E. Wasmann eröffnet wurde, zu geben. Das Eine wird jeder daraus gelesen haben, daß nämlich die Großmachtstellung, die die Ameisen im Tierreich einnehmen, nach allen Richtungen hin von dem verschiedensten Insektenvolk gründlichst ausgebeutet und ausgenutzt wird.

Literatur.

Ich bringe hier nur die Literatur über die passiven Beziehungen (Myrmekophilie *s. str.*), da die Arbeiten über die aktiven Beziehungen (Trophobiose) schon im IV. Kapitel aufgeführt sind.

Berlese, A., Illustrazione iconografica degli Acari mirmecofili. In: „Redia" 2 (1904).

Brues, Ch. Thomas, Two new myrmecophilous Genera of aberrant *Phoridae* from Texas. In: The Amer. Nat. 35, 337—356, 1901.

Escherich, K., Zur Kenntnis der Myrmekophilen Kleinasiens. In: Wien. ent. Zeitschr. 1897, S. 229 bis 239.

Escherich, K., Zur Anatomie und Biologie von Paussus turcicus Friv. In: Zool. Jahrb. (Syst.) 12, 27 bis 70, 1898. Tafel II.

Escherich, K., Zur Biologie von Thorictus foreli Wasm. In: Zool. Anz. 21, 483 bis 492, 1898.

Escherich, K., Zur Naturgeschichte von Paussus favieri Fairm. In: Verhandl. d. Zool. bot. Ges. Wien, 1899.

Escherich, K., Über myrmekophile Arthropoden, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie. In: Zool. Zentralbl. 6, 1 bis 18, 1899.

Escherich, K., Biologische Studien über algerische Myrmekophilen. In: Biol. Zentralbl. 22 (1902).

Escherich, K., Über die Gäste der Ameisen. In: Mitteil. d. Philom. Ges. Elsaß-Lothr. 1902, S. 461 bis 474. 2 Tafeln.

Forel, Aug., Fourmis de la Suisse, p. 422—428.

Janet, Chr., Sur le *Lasius mixtus*, *l'Antennophorus Uhlmanni* etc. Limoges 1897.

Janet, Chr., Rapports des Animaux myrmecophiles avec les Fourmis. Limoges 1897.

Karawaiew, W., Antennophorus Uhlmanni Hall. und seine Beziehungen zu Lasius fuliginosus und anderen Ameisen. Kiew 1904.

Pergande, Theo, The Ant-decapitating Fly. In: Proc. Ent. Soc. Washington H. 497—501, 1901.

Silvestri, Fil., Contribuzioni alla conoscenza dei Mirmecofili. I. In: Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli 1 (1903).

Wasmann[1]), E., Vergleichende Studien über Ameisen- und Termitengäste. In: Tijdschr. v. Entom. 33 (1890).

Wasmann, E., Vorbemerkungen zu den internationalen Beziehungen der Ameisengäste. In: Biol. Zentralbl. 11 (1891).

Wasmann, E., Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. XVI. u. 231 Seiten. Berlin 1894. (In diesem grundlegenden Werke ist alle Literatur bis 1894 verzeichnet.)

Wasmann, E., Die Myrmekophilen und Termitophilen. Leyden 1896. Compt. rend. III. Congrès Internat. Zool.

Wasmann, E., Zur Entwickelung der Instinkte (Entwickelung der Symphilie). In: Verhandl. d. Zool. Ges. Wien 1897.

Wasmann, E., Die Gäste der Ameisen und Termiten. In: Illustr. Zeitschr. f. Ent. 1898.

Wasmann, E., Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und äthiopischen Faunengebiet. In: Zool. Jahrb. (System.) 14 (1900).

Wasmann, E., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart 1899.

Wasmann, E., Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. In: Allgem. Zeitschr. f. Ent. 6 u. 7 (1901 u. 1902).

Wasmann, E., Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses bei den Ameisengästen. In: Biol. Zentralbl. 1903.

Wasmann, E., Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte am oberen Kongo. In: Zool. Jahrb., Suppl. 7 (1904).

Wheeler, W. M., An extraordinary Ant-Guest. In: The Americ. Natural. 35, 1901.

[1]) Ich kann hier unmöglich sämtliche Arbeiten Wasmanns, deren Zahl weit über 100 beträgt, anführen, und nenne daher nur die hauptsächlichsten zusammenfassenden Schriften, in denen ja auch die übrige Literatur zu finden ist (vgl. besonders „Krit. Verzeichn." und „Psych. Fähigk.").

Neuntes Kapitel.

Beziehungen der Ameisen zu den Pflanzen.

1. Die Ameisen als Pflanzenschädlinge.

In den temperierten Zonen ist der Schaden, welchen die Ameisen der Pflanzenwelt zufügen, nur geringfügig. Es gibt bei uns überhaupt nur ganz wenige Arten, welche als Pflanzenschädlinge ernstlich in Betracht kommen: es sind dies vor allem die baumbewohnenden Camponotus-Arten (herculeanus, ligniperdus und pubescens), welche ihr Nest gewöhnlich in lebenden Baumstämmen anlegen (Kap. IV, A. 2). Die Bäume können dabei bis zu 10 m Höhe im Innern ausgenagt werden, wodurch sie natürlich, in ihrer Lebenskraft wesentlich geschwächt, bald anderen Feinden (Borkenkäfern, Pilzen usw.) oder Stürmen zum Opfer fallen [1]).

Fig. 60 B.

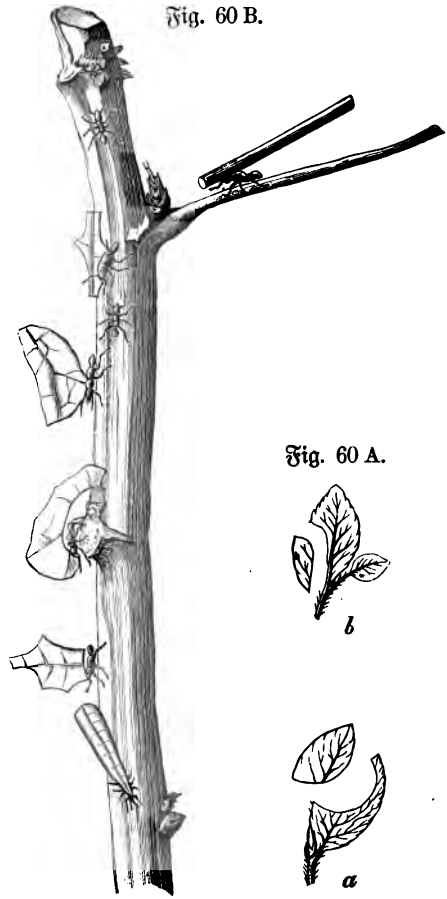


Fig. 60 A.

A Schnitte aus Cuphea-Blättern, in 4 bis 5 Minuten von Atta discigera ausgeführt. B Atta discigera, an einer geplünderten Pflanze mit Schnittstücken herabsteigend. Nach Möller, aus Schimper.

[1]) Die Anwesenheit von Camponotus in lebenden Bäumen verrät sich (natürlich außer durch die ein- und auslaufenden Ameisen) durch die ausgeworfenen Nagespäne sowie durch tiefliegende Spechtlöcher. Denn die Spechte, vor allem die Grünspechte, haben eine besondere Vorliebe für Ameisen, die sie in riesigen Quantitäten verzehren. Der Nutzen, den der Grünspecht durch Vertilgung der schädlichen Camponotus-Arten stiftet, wird jedoch dadurch wieder aufgehoben, daß er auch den forstnützlichen Waldameisen nachstellt. Ja nach den soeben erschienenen Mitteilungen Wasmanns (1906) scheint er bei strengem Frostwetter sich ausschließlich von Formica rufa und pratensis zu nähren; denn alle im Winter untersuchten Exkremente bestanden nur aus den Arbeiterinnen der genannten Arten.

In erster Linie sind es Koniferen, die auf diese Weise geschädigt werden (Fichte, Tanne, Kiefer), gelegentlich werden aber auch Laubhölzer (Eiche, Linde, Akazie) befallen (Nüßlin).

Außerdem können die Ameisen unsere Pflanzenwelt dadurch, mitunter recht empfindlich, schädigen, daß sie Aphiden und Coccinen züchten und vor ihren Feinden beschützen. Denn diese Läuse können, wenn sie in großen Mengen auftreten, den Pflanzen so viel Saft entziehen, daß sie daran zugrunde gehen oder wenigstens in ihrem Gedeihen stark beeinträchtigt werden.

Endlich sei auch noch an die Körner sammelnden Ameisen erinnert, welche durch das Eintragen und Verzehren von Samen eine Menge Pflanzenkeime vernichten können (vergl. Kap. V, 2c).

Eine ungleich verderblichere Rolle aber (als in den temperierten Zonen) spielen die Ameisen in den Tropen. Speziell im tropischen Amerika sind gewisse Arten geradezu als die gefährlichsten Feinde der Vegetation zu bezeichnen, da sie die Pflanzen ihrer Blätter berauben. Es sind dies die berüchtigten „Blattschneider" oder „Schlepper" (von den Eingeborenen „Sauba" genannt). Die Züge dieser Ameisen (Atta-Arten) fallen jedem Reisenden auf. „Ein grüner Strom zieht quer durch den Waldpfad — wandernde Blattstücke von Groschengröße, jedes auf dem Kopf einer Ameise senkrecht stehend." „Der Zug kommt von einer Pflanze, auf welcher die keineswegs furchtsamen Tierchen bei ihrer Arbeit leicht beobachtet werden können. Ein Stück aus dem Blattrand wird mit den scherenartigen Kinnbacken in wenigen Minuten herausgeschnitten und mit ruckartiger Bewegung auf den Kopf gestellt. So beladen schließt sich die Ameise der heimkehrenden Schar an" (Fig. 60 A und B).

„Die heimgesuchte Pflanze wird manchmal, jedoch nicht immer, erst verlassen, nachdem sämtliches Laub, mit Ausnahme besonders harter Rippen und Stiele, fortgeschleppt worden ist" (Schimper 1898). Die „Schlepper" sind nicht etwa auf eine oder wenige bestimmte Pflanzenarten angewiesen, wie die meisten unserer forstschädlichen Insekten, sondern sie befallen die verschiedensten Pflanzen und tragen außer den Blattstücken auch Blüten, Samen usw. mit fort. Möller gibt an, daß die Zahl der „geschnittenen" Pflanzenarten ganz außerordentlich groß ist, so daß weniger die Masse, als vielmehr Mannigfaltigkeit des eingetragenen Materials überrascht.

Besonders stark sind die eingeführten Gewächse, wie Orangen, Granatbäume, Rosen, den Angriffen der Sauba ausgesetzt und es ist daher in manchen Gegenden geradezu unmöglich, solche Kulturen anzulegen.

Wie die Ameisen die eingeschleppten Blattstücke verwenden, d. h., daß sie dieselben nicht direkt als Nahrung gebrauchen, sondern sie zum Düngen eines Pilzes benutzen, darüber ist oben (Kap. V, 2d) schon das Nähere gesagt.

2. Die Ameisen als Verteidiger der Pflanzenwelt.

Mit Ausnahme der wenigen eben genannten Fälle erweisen sich die Ameisen meistenteils als nützlich für die Pflanzenwelt, und zwar dadurch, daß sie kräftig an der Vertilgung der Pflanzenschädlinge mitarbeiten oder den letzteren überhaupt den Zutritt zu den Pflanzen verwehren.

In welch ausgiebiger Weise die Ameisen deren Vernichtung betreiben, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man im Sommer das Leben und Treiben der überall häufigen Formica rufa beobachtet. In großen Scharen ziehen sie, leer oder mit Puppenhäuten beladen, aus ihrem hochgetürmten Nest aus, und eben solche Scharen ziehen fortwährend heimwärts, größtenteils mit einem Beutetier beladen. Nicht nur auf ebener Erde suchen sie ihre Opfer, sondern sie erklettern auch die höchsten Fichten und Tannen, um die an den Nadeln fressenden Raupen oder Käfer sich zu holen. Sind die Bäume in der nächsten Umgebung gesäubert, so geht es an entfernter stehende usw. Wenn man bedenkt, welche große Einwohnerzahl (400 000 bis 500 000) eine F. rufa-Kolonie besitzt, und ferner, daß die rufa-Kolonien meistens sehr zahlreich sind, so versteht man ohne weiteres, daß die Waldameisen eine ganz vortreffliche Schutzwehr gegen die verschiedenen Waldfeinde aus der Insektenwelt darstellen [1]), und daß der Förster die großen Ameisenhaufen gern in seinem Revier sieht. Man hat sogar eine künstliche Vermehrung der Ameisenkolonien im Walde erstrebt (Nüßlin), und in manchen Ländern gibt es Gesetze, die das Sammeln der Ameisenpuppen (zwecks Verkauf als Vogelfutter) verbieten.

Den Chinesen ist diese nützliche Eigenschaft der Ameisen schon lange bekannt, wie aus einer Mitteilung von Prof. de Groot hervorgeht, welche die Übersetzung eines Fragmentes eines aus dem 12. Jahrhundert stammenden chinesischen Buches enthält. Wir erfahren daraus, daß die chinesischen Pflanzer schon zu jener Zeit die Ameisen gesammelt, gezüchtet und geschützt haben, um auf diese Weise ihre Orangen- und Mandarinenbäume raupenfrei zu erhalten. Es ist unter den Chinesen sogar eine besondere Arbeiterklasse, die der „Ameisensammler" entstanden (vgl. Raciborski 1900). — Auch die Javaner benutzen nach Raciborski schon seit alter Zeit Ameisen, um die Früchte der Mangobäume gegen die Angriffe des Cryptorrhynchus mangifera, eines Käfers, zu schützen. „Sie sammeln im Walde oder an den Strandbäumen die Nester der großen und bösartigen roten Ameisen, bringen diese in ihre Gärten und hängen sie auf die schattigen Mangobäume." Sie verbinden ferner die einzelnen Bäume durch Taue usw., um so den Ameisen einen größeren Wirkungskreis zu verschaffen.

In neuerer Zeit hat man auch Versuche gemacht, dem Hauptschädling der Baumwollpflanze, dem berüchtigten „Boll-Weevil" (einer Käferlarve), mit Hilfe von Ameisen zu Leibe zu gehen. Doch sind die Akten darüber noch nicht geschlossen (Wheeler 1904).

* * *

Eine Reihe von Pflanzen besitzen besondere Mittel, die Ameisen anzulocken. Es sind dies zuckersezernierende Drüsen, welche außerhalb der Blüte stehen, und deshalb als „extraflorale" oder „extranuptiale" Nektarien bezeichnet werden. Häufig sind die betreffenden Stellen auch noch durch auffallende Färbung (purpur, rot, weiß) ausgezeichnet. Von unseren einheimischen Pflanzen besitzen solche Lockmittel verschiedene Kompositen (Centaurea montana, Jurinea,

[1]) Forel berechnete, daß von den Bewohnern eines einzigen rufa-Nestes an einem Tage über 100 000 Insekten vertilgt werden.

Serratula), sodann Prunus, Populus usw.; häufiger sind sie bei tropischen Pflanzen (s. unten). — Daß der Ameisenbesuch den betreffenden Pflanzen wirklichen Nutzen verschafft, ist durch verschiedentliche Versuche (v. Wettstein) erwiesen.

Der Schutz, den die Ameisen den Pflanzen gegen deren zahlreiche Feinde gewähren, ist um so sicherer und ausgiebiger, je enger und intimer die Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen sind. Am besten ist es natürlich dann für die Pflanzen, wenn ihre Verteidiger sich stets auf ihnen aufhalten, d. h. auf oder in ihnen ihre Wohnung genommen haben.

Wie wir nun oben beim Nestbau (Kap. IV) gesehen haben, gibt es eine ganze Anzahl Ameisen, welche gelegentlich oder ausschließlich auf oder in Pflanzen, d. h. in schon vorhandenen Spalten oder Höhlungen derselben nisten. Es wäre aber verfehlt, wenn wir in allen diesen Fällen gleich einen Schutz für die Pflanze erblicken wollten. Dazu gehört vor allem, daß die betreffende baumbewohnende Ameise in starken Kolonien lebt und mutig und kriegerisch oder wenigstens ausgesprochen karnivor veranlagt ist. Die meisten der bei uns vorkommenden Baumbewohner (Leptothorax, Lasius fuliginosus, Colobopsis usw.) erfüllen aber diese Bedingungen nicht und sind daher für den Baum vollständig indifferent. Das Zusammensein von Pflanze und Ameise bedeutet hier keine gegenseitige Förderung, sondern der Nutzen liegt lediglich auf seiten der Ameise.

Anders aber, wo es sich um starke kriegerische Ameisen handelt; hier können die Pflanzen aus dem Zusammenleben nicht minder Nutzen ziehen als die Ameisen, und kann es somit zu einem richtigen Gegenseitigkeitsverhältnis kommen. Bei uns sind derartige Beziehungen relativ selten und mehr zufälliger Natur (vielleicht Liometopum microcephalum, vgl. Forel 1892), um so häufiger aber sind sie in den Tropen.

Hier hat das Zusammenleben mehrfach auch streng gesetzmäßige Form angenommen und — wenigstens nach einigen Autoren (Fr. Müller, Schimper usw.) — zu einem richtigen Abhängigkeitsverhältnis geführt. In solchen Fällen zeigen die Pflanzen sogar Anpassungen an die Ameisen, weshalb wir sie als „myrmekophile Pflanzen" bezeichnen.

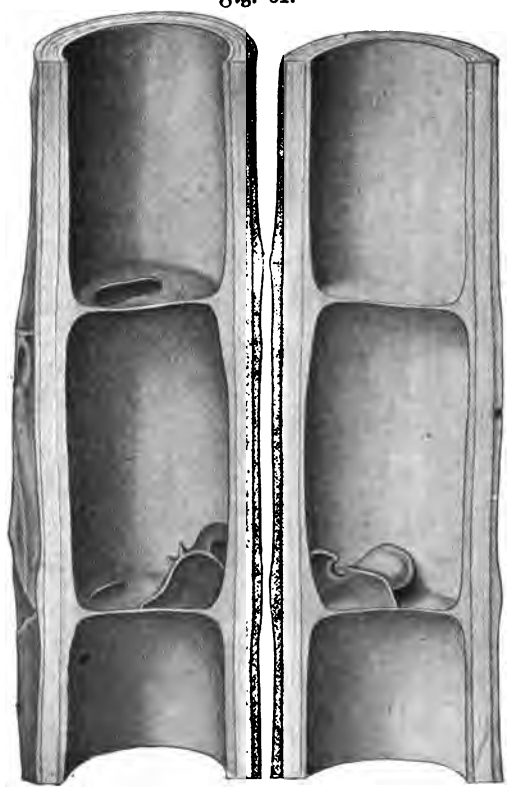
Die Zahl der als myrmekophil beschriebenen Pflanzen ist eine sehr große und wird fortwährend noch vermehrt. Doch ist in den wenigsten Fällen der Beweis für die myrmekophile Natur der Anpassungen tatsächlich erbracht. Wenn irgend ein seiner Funktion nach unbekanntes Organ auf einer Pflanze entdeckt wird und wenn ferner auf oder in diesem Organ Ameisen gefunden werden, so ist man gleich bereit, darin eine myrmekophile Anpassung zu sehen. — Daß ein solcher Schluß nicht einwandsfrei ist, liegt auf der Hand. Es muß doch erst festgestellt sein, daß die betreffende Ameise wirklich wehrhaft ist, und daß durch sie die Pflanze vor einem sie ernstlich schädigenden Feind bewahrt wird. Denn sonst ist es total unverständlich, wie eine derartige Organisationsänderung der Pflanze im Hinblick auf die Ameisen entstehen konnte.

Bis jetzt ist dieser Nachweis nur für relativ wenige Pflanzen erbracht. Ich nenne zunächst die Akazien (A. sphaerocephala und spadicigera) und die Cecropien[1]) (Imbauba) Südamerikas. Wir haben oben gesehen, daß in Süd-

[1]) Die Cecropien (trumpet trees, pao de imbaúba) gehören zu den am meisten in die Augen fallenden Bäumen des tropischen Amerika. Überall erheben sich, kandelaber-

amerika die Vegetation unter der Sauba-Ameise ungeheuer zu leiden hat. Allerdings sind nicht alle Pflanzen den Angriffen der Blattschneider in gleicher Weise ausgesetzt, sondern es werden nur solche heimgesucht, deren Blätter sich zur Verarbeitung zum Pilzdünger eignen. Zu diesen letzteren gehören aber die Akazien und Cecropien, ja es scheint, daß diese sogar in besonderem Ansehen bei den Blattschneidern stehen. Und dennoch sind die meisten Bäume der genannten Gattungen vollkommen unversehrt, und zwar lediglich aus dem Grunde, weil auf ihnen gewöhnlich überaus bissige und kriegerische Ameisen (aus den Gattungen Azteca [1]) und Pseudomyrma) wohnen, die den Blattschneidern den Zutritt zu dem Baume, ihrem Nestbereich, verwehren. Wo diese Ameisen aus irgend einem Grunde fehlen, da kann man auch stets die Verwüstungen der Atta sehen (Fr. Müller, Schimper). So ist hier durch Beobachtung festgestellt, daß der Pflanze tatsächlich ein großer Nutzen aus der Anwesenheit der Schutzameisen erwächst, ja daß sogar ihre Existenz davon abhängen kann.

Fig. 61.



Längsgespaltenes Stück eines jungen Cecropia-Stammes. Zentrale Höhlung mit von den Ameisen durchbohrten Querfächern. Aus Schimper.

Welche Vorteile bietet nun dafür die Pflanze der Ameise? Wohnung und Nahrung: Die Akazien besitzen mächtige blasenförmig aufgetriebene, hohle Dornen (Fig. 64) und die Cecropien einen hohlen, durch Querfächer abgeteilten Stamm (Fig. 61), wo die Ameisen ohne weiteres nisten können; die Akazien wie die Cecropien produzieren ferner — erstere an den Enden der Blättchen, letztere an der Basis der Blattstiele — besondere eiweißhaltige Körperchen (die Beltschen bzw. die Müllerschen Körperchen [Fig. 63]), welche den Ameisen, wie

ähnlich, ihre schlanken, von kurzen Stelzwurzeln getragenen Stämme, welche sich oberwärts in wenige einfache oder nur wenig zerteilte Äste spalten. Die großen handförmig gelappten Blätter sind nur an den Astenden vorhanden (Schimper).

[1]) Die Cecropia-Ameise ist Azteca mülleri Em., nicht A. instabilis, wie gewöhnlich angegeben wird.

durch Beobachtung festgestellt ist, als Nahrung dienen. Die zum Nest bestimmten Hohlräume sind ursprünglich geschlossen und müssen von den Ameisen erst erbohrt werden. Bei den Akaziendornen ist dies leicht zu bewerkstelligen, da dieselben ohnehin dünnwandig sind; bei den Cecropien dagegen würde dies nicht so leicht gehen, wenn nicht in jedem Internodium eine kleine dünnere Stelle vorhanden wäre, die äußerlich als ein ovales Grübchen gekennzeichnet ist, und welche auch tatsächlich von dem befruchteten Weibchen zum Eindringen gewählt wird (Fig. 62 a).

Fig. 62.

Wir kommen nun zu der Frage: Welche von den genannten Eigenschaften der Pflanzen können als myrmekophile Anpassungen angesehen werden? Haben sich die Höhlungen, die den Ameisen als Wohnung dienen, erst als Folgen des Ameisenbesuches entwickelt oder waren sie schon vorher da? Die Höhlungen des Cecropia-Stammes stellen sicherlich keine myrmekophile Anpassung dar;

Fig. 63.

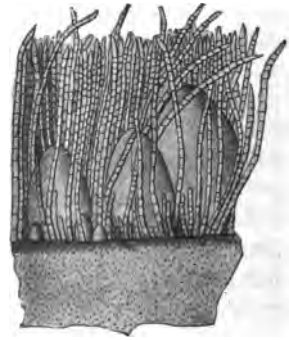


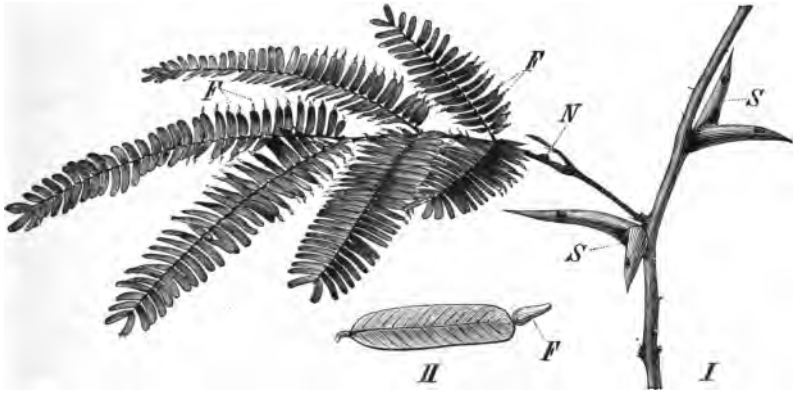
Fig. 62. Gipfel eines jungen Cecropia-Stammes. *a* verdünnte noch nicht durchbohrte Eingangsstelle („Tür"); in *b* ist dieselbe durchbohrt. Aus Schimper.

Fig. 63. Müllersche Körperchen in verschiedenen Entwickelungsstadien. Aus Schimper.

denn die gleiche Erscheinung zeigt sich bei vielen anderen Gewächsen und ist auf das mechanische Bauprinzip der Biegungsfestigkeit bei kleinstem Aufwand an

Baumaterial zurückzuführen (Schimper). Und was die Höhlung der Akaziendornen betrifft, so ist deren Natur noch keineswegs unzweifelhaft festgestellt.

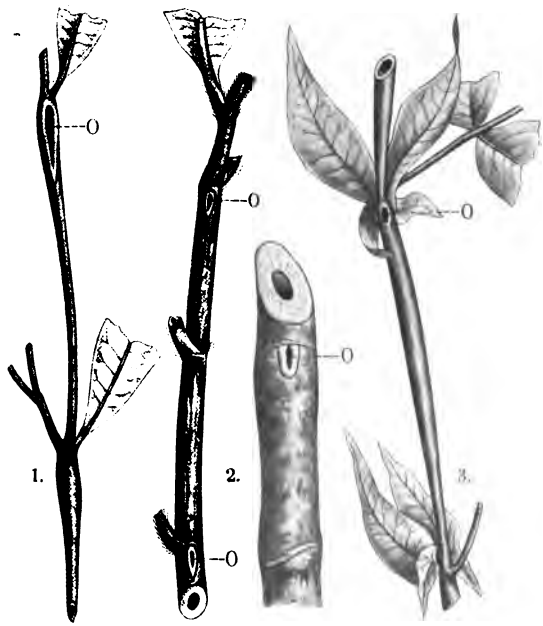
Fig. 64.



Acacia sphaerocephala. I. Stammstück mit den hohlen von Ameisen bewohnten Dornen *S* und einem Blatt, letzteres mit Beltschen Körperchen *F*. Auf dem Blattstiel ein Nektarium (*N*). II. Einzelnes Blattfiederchen. Aus Schimper.

Anders ist es dagegen mit den „Türen", d. h. mit den verdünnten Stellen im Cecropia-Stamme. In diesen Gebilden glaubt Schimper mit Bestimmtheit eine Anpassung an die Ameisen erblicken zu müssen, vor allem deshalb, weil bei einer anderen Cecropia-Art, welche keine Ameisen beherbergt und welche aus anderen Gründen von den Blattschneidern verschont wird, diese „Türen" vollständig fehlen. Mit derselben Bestimmtheit beansprucht Schimper auch die Beltschen bzw. Müllerschen Körperchen als myrmekophile Anpassung, da eine derartige Verschwendung von Nährstoffen im Pflanzenreich sonst nirgends anzutreffen sei.

Fig. 65.

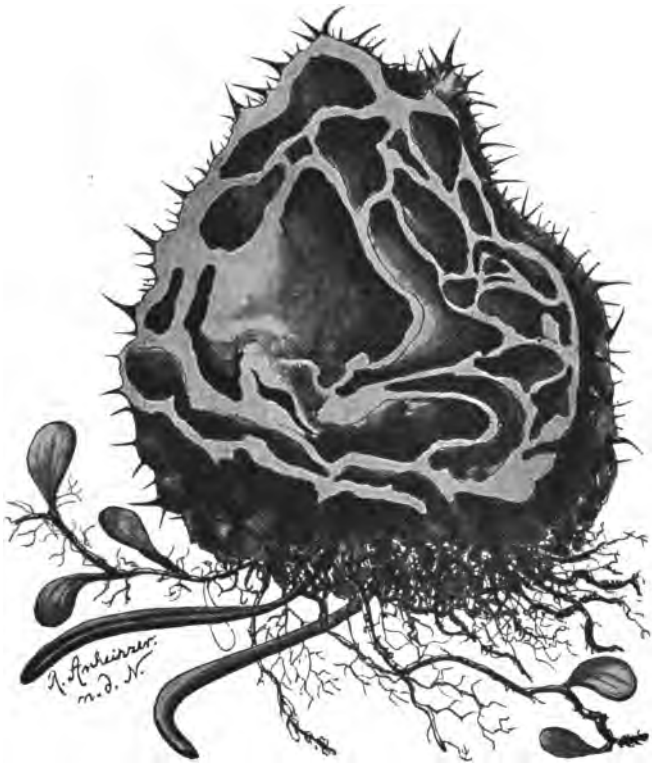


Verschiedene myrmekophile Pflanzen. 1. Ficus inaequalis; 2. Triplaris americana, links jung, rechts alt; 3. Humboldtia laurifolia. *O* Eingangsöffnung in den Hohlraum. Nach Schimper.

Bei manchen anderen Ameisenpflanzen sind die „myrmekophilen Anpassungen" noch ausgesprochener und auffälliger als hier.

So sind z. B. bei den ebenfalls im tropischen Südamerika vorkommenden Triplaris-Arten die „Türen" in dem hohlen Stamme nicht nur vorgebildet oder angedeutet wie bei Cecropia, sondern vollständig ausgebildet, so daß die Ameisen dieselben ohne weiteres Zutun als Ein- und Ausgangsöffnung benutzen können. Die Bewohner der Triplaris sind verschiedene Pseudomyrma-Arten (arboris-sanctae Em., symbiotica For., dendroica For., triplaridis For.), welche sich durch große Bissigkeit und Wehrhaftigkeit auszeichnen (vgl.

Fig. 66.

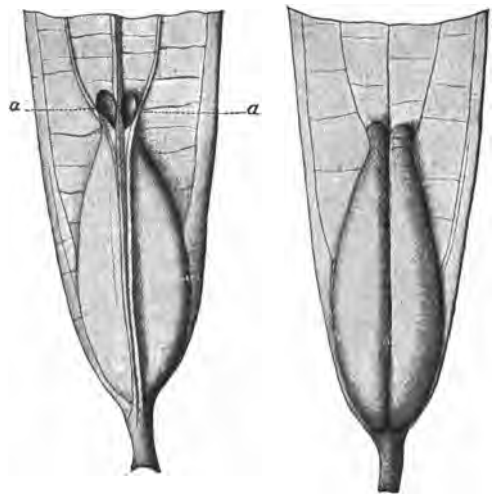


Myrmecodia echinata. Knollen, der Länge nach durchschnitten. Aus Schimper.

Forel 1904). Noch weiter geht die Anpassung bei Ficus inaequalis und verschiedenen Duroia-Arten, da bei diesen nicht bloß die Öffnung, sondern auch die Höhlung als myrmekophile Bildungen anzusprechen sein dürften. Denn der Hohlraum durchzieht nicht das ganze Internodium, sondern ist nur auf die obere Hälfte desselben beschränkt, so daß das Prinzip der Biegungsfestigkeit auf ihn keine Anwendung finden kann (Schimper 1898). Ähnlich scheinen auch die Verhältnisse bei Humboldtia laurifolia zu liegen. Besondere Nahrungskörperchen, wie die Müllerschen und Beltschen Körperchen, werden von den letztgenannten Pflanzen nicht produziert, dagegen finden sich auf ihnen reichlich extranuptiale Nektarien, deren zuckerhaltiges Sekret den Ameisen als Nahrung dient.

Einen ganz abweichenden Typus axialer Höhlungen zeigen die berühmten Ameisenpflanzen des Malaiischen Archipels, Myrmecodia und Hydnophytum. Hier handelt es sich nicht mehr um eine einzige zentrale Höhlung in einem zylindrischen Internodium, sondern um zahlreiche, schwammartig kommunizierende Räume in einem saftigen Knollen (Fig. 66), welcher wohl, da die betreffenden Pflanzen Epiphyten sind, als Wasserspeicher dient. Das Wasser befindet sich im Parenchym der Scheidewände; die Räume selbst sind lufthaltig und von Ameisen (Iridomyrmex cordatus) bewohnt. Ziemlich zahlreiche, aber kleine Öffnungen vermitteln den Verkehr nach außen. Aus ihnen stürzen die Tierchen angriffsbereit hervor, sobald die Knolle berührt wird (Schimper 1898).

Fig. 67 A. Fig. 67 B.



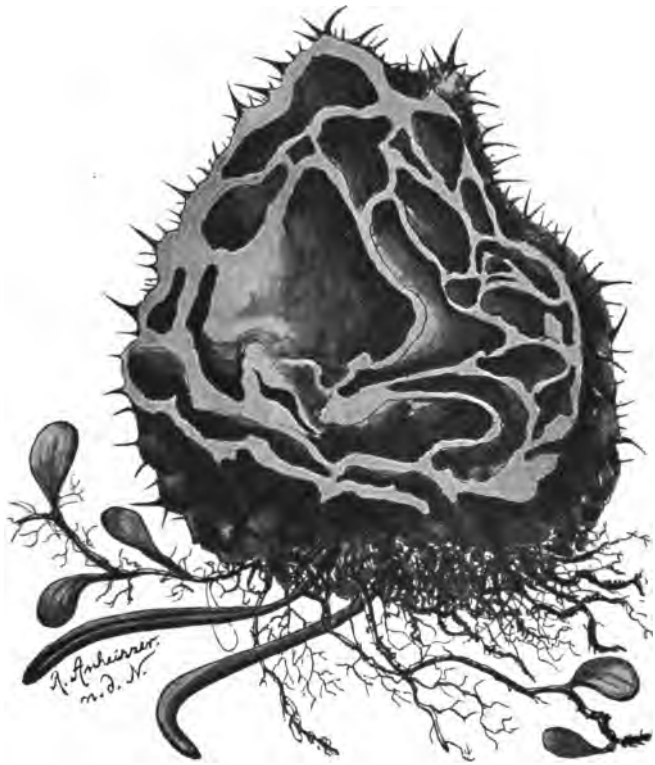
Tococa lancifolia. Blattbasis mit Schläuchen. A. von unten gesehen, die Eingänge (a) zeigend. B. von oben. Nach Schumann aus Schimper.

Während man nun früher geglaubt hat, daß die Knollen mit ihren Labyrinthgängen eine Art Ameisengallen seien, hat Treub durch Aufzucht von Myrmecodia nachgewiesen, daß die genannten Bildungen ganz spontan, ohne jede Mitwirkung der Ameisen zustande kommen. Das würde allerdings noch nicht dagegen sprechen, daß hier myrmekophile Anpassungen vorliegen. Bedenklich für diese Hypothese ist aber der Umstand, daß man bis heute noch nicht den Feind kennen gelernt hat, gegen den die Ameisen die Myrmecodia zu schützen haben! Damit schwebt hier eigentlich die ganze Symbiosetheorie vollkommen in der Luft [1]). Und wir tun, solange nicht ein greifbarer Nutzen für die Pflanze aus der Anwesenheit der Ameisen nachgewiesen ist, jedenfalls besser, in dem Labyrinth lediglich eine für die Physiologie der Pflanze wichtige Einrichtung zu erblicken, welche die Ameisen sich einfach zu Nutze gemacht haben.

[1]) Dahl (1901) meint, „man muß sich nicht nur die Frage vorlegen, ob die Pflanze durch die Ameisen vor einem wirklich vorkommenden Feinde, wie es für Cecropia in Amerika die Atta ist, geschützt werde, sondern man muß auch fragen, ob ohne den Schutz der Ameisen vielleicht irgend ein Feind hätte erstehen können". Entsprechend diesem Standpunkt sieht er auch in den Vorkammern von Camponotus quadriceps in dem Mark von Endospermum formicarium Becc. eine Symbiose, obwohl der Baum der Ameise weder eine fertige Höhlung noch auch vorgebildete „Türen" (wie Cecropia) darbietet. Kleine, glatte Kissen an der Wurzel jeder Blattfläche sollen allerdings den Müllerschen Körperchen entsprechen; doch wurden niemals oder nur selten Ameisen dabei gesehen, da sie wohl hauptsächlich des Nachts zur Nahrung ausziehen. Feinde des Endospermum konnten auch nicht entdeckt werden. Es fehlen also so ziemlich alle Bedingungen zu einer echten Symbiose.

So sind z. B. bei den ebenfalls im tropischen Südamerika vorkommenden Triplaris-Arten die „Türen" in dem hohlen Stamme nicht nur vorgebildet oder angedeutet wie bei Cecropia, sondern vollständig ausgebildet, so daß die Ameisen dieselben ohne weiteres Zutun als Ein- und Ausgangsöffnung benutzen können. Die Bewohner der Triplaris sind verschiedene Pseudomyrma-Arten (arboris-sanctae Em., symbiotica For., dendroica For., triplaridis For.), welche sich durch große Bissigkeit und Wehrhaftigkeit auszeichnen (vgl.

Fig. 66.

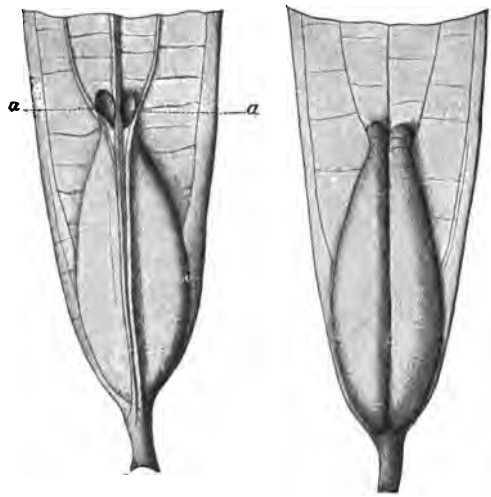


Myrmecodia echinata. Knollen, der Länge nach durchschnitten. Aus Schimper.

Forel 1904). Noch weiter geht die Anpassung bei Ficus inaequalis und verschiedenen Duroia-Arten, da bei diesen nicht bloß die Öffnung, sondern auch die Höhlung als myrmekophile Bildungen anzusprechen sein dürften. Denn der Hohlraum durchzieht nicht das ganze Internodium, sondern ist nur auf die obere Hälfte desselben beschränkt, so daß das Prinzip der Biegungsfestigkeit auf ihn keine Anwendung finden kann (Schimper 1898). Ähnlich scheinen auch die Verhältnisse bei Humboldtia laurifolia zu liegen. Besondere Nahrungskörperchen, wie die Müllerschen und Beltschen Körperchen, werden von den letztgenannten Pflanzen nicht produziert, dagegen finden sich auf ihnen reichlich extranuptiale Nektarien, deren zuckerhaltiges Sekret den Ameisen als Nahrung dient.

Einen ganz abweichenden Typus axialer Höhlungen zeigen die berühmten Ameisenpflanzen des Malaiischen Archipels, Myrmecodia und Hydnophytum. Hier handelt es sich nicht mehr um eine einzige zentrale Höhlung in einem zylindrischen Internodium, sondern um zahlreiche, schwammartig kommunizierende Räume in einem saftigen Knollen (Fig. 66), welcher wohl, da die betreffenden Pflanzen Epiphyten sind, als Wasserspeicher dient. Das Wasser befindet sich im Parenchym der Scheidewände; die Räume selbst sind lufthaltig und von Ameisen (Iridomyrmex cordatus) bewohnt. Ziemlich zahlreiche, aber kleine Öffnungen vermitteln den Verkehr nach außen. Aus ihnen stürzen die Tierchen angriffsbereit hervor, sobald die Knolle berührt wird (Schimper 1898).

Fig. 67 A. Fig. 67 B.



Tococa lancifolia. Blattbasis mit Schläuchen. A. von unten gesehen, die Eingänge (*a*) zeigend. B. von oben. Nach Schumann aus Schimper.

Während man nun früher geglaubt hat, daß die Knollen mit ihren Labyrinthgängen eine Art Ameisengallen seien, hat Treub durch Aufzucht von Myrmecodia nachgewiesen, daß die genannten Bildungen ganz spontan, ohne jede Mitwirkung der Ameisen zustande kommen. Das würde allerdings noch nicht dagegen sprechen, daß hier myrmekophile Anpassungen vorliegen. Bedenklich für diese Hypothese ist aber der Umstand, daß man bis heute noch nicht den Feind kennen gelernt hat, gegen den die Ameisen die Myrmecodia zu schützen haben! Damit schwebt hier eigentlich die ganze Symbiosetheorie vollkommen in der Luft[1]). Und wir tun, solange nicht ein greifbarer Nutzen für die Pflanze aus der Anwesenheit der Ameisen nachgewiesen ist, jedenfalls besser, in dem Labyrinth lediglich eine für die Physiologie der Pflanze wichtige Einrichtung zu erblicken, welche die Ameisen sich einfach zu Nutze gemacht haben.

[1]) Dahl (1901) meint, „man muß sich nicht nur die Frage vorlegen, ob die Pflanze durch die Ameisen vor einem wirklich vorkommenden Feinde, wie es für Cecropia in Amerika die Atta ist, geschützt werde, sondern man muß auch fragen, ob ohne den Schutz der Ameisen vielleicht irgend ein Feind hätte erstehen können". Entsprechend diesem Standpunkt sieht er auch in den Vorkammern von Camponotus quadriceps in dem Mark von Endospermum formicarium Becc. eine Symbiose, obwohl der Baum der Ameise weder eine fertige Höhlung noch auch vorgebildete „Türen" (wie Cecropia) darbietet. Kleine, glatte Kissen an der Wurzel jeder Blattfläche sollen allerdings den Müllerschen Körperchen entsprechen; doch wurden niemals oder nur selten Ameisen dabei gesehen, da sie wohl hauptsächlich des Nachts zur Nahrung ausziehen. Feinde des Endospermum konnten auch nicht entdeckt werden. Es fehlen also so ziemlich alle Bedingungen zu einer echten Symbiose.

Ebenso unsicher sind unsere Kenntnisse über die Natur der mannigfaltigen Phyllombildungen, die von den Ameisen als Wohnung benutzt werden. Auch hier ist die Frage noch offen: sind diese Bildungen Anpassungen an die Gäste, oder dienen sie einem anderen Zweck und werden sie von den Ameisen nur zufällig ausgenutzt? Es würde mich zu weit führen, all diese Blattgebilde hier zu besprechen; ich begnüge mich, die mit einer Öffnung versehenen Blasen am Blattgrund von Tococa abzubilden (Fig. 67). Ganz ähnlich sind die Bildungen bei Duroia, Maieta, Myrmedone usw. usw.

* * *

Das Thema „Ameisenpflanzen" ist, wie aus dem Gesagten ersichtlich, größtenteils noch Problem. Nur für gewisse südamerikanische Pflanzen ist es, wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit, dargetan, daß sie des Schutzes der Ameisen notwendig bedürfen und deshalb myrmekophile Anpassungen sich erworben haben. Für die übrigen Fälle sind wir meistens auf Kombination und Analogieschlüsse angewiesen, die natürlich um so unsicherer werden, je weiter sich die betreffenden Verhältnisse von den bekannten entfernen.

Wir wissen, wie ungemein anpassungsfähig die Ameisen sind, wie sie es verstehen, alle natürlichen Höhlungen für sich auszunutzen, und so müssen wir bei einer Enoekie von Ameise in Pflanze zunächst immer davon ausgehen, daß es sich um eine solche einseitige Ausnutzung handeln kann. Erst dann, wenn festgestellt ist, daß das Zusammenwohnen ein regelmäßiges ist, daß es sich stets um dieselben Arten handelt, daß ferner die Ameisen kriegerisch und stark sind, und daß endlich durch die Ameisen ein die Existenz der Pflanze bedrohender Feind abgehalten wird, — erst dann sind wir berechtigt von einer Symbiose zwischen Ameisen und Pflanzen und von myrmekophilen Anpassungen zu reden.

In neuerer Zeit ist man denn auch bedeutend skeptischer in der Beurteilung der Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen geworden (v. Ihering, Rettig u. a.). Den extremsten Standpunkt nimmt E. Rettig (1904) ein, der seine Ergebnisse in dem Satz zusammenfaßt: „es gibt wohl Pflanzenameisen in Hülle und Fülle, aber wenig oder überhaupt keine Ameisenpflanzen". Inwieweit dieser Standpunkt berechtigt ist, entzieht sich meiner Kompetenz; jedenfalls aber dürften die Ausführungen Rettigs für diejenigen, die jede kleine Höhlung oder Blattkrümmung als myrmekophile Anpassung preisen, ganz heilsam sein.

3. Die Ameisen als Züchter und Verbreiter der Pflanzen.

Bezüglich der Pflanzenzucht der Ameisen kann ich mich hier kurz fassen, da das meiste darüber schon an anderer Stelle gesagt ist. Es handelt sich in erster Linie um die Zucht von niederen Gewächsen, von Pilzen.

Als die Hauptpilzzüchter haben wir die Attini kennen gelernt, welche es fertig gebracht, den von ihnen kultivierten Pilz (Rozites gongylophora)

zur Produktion besonderer Vegetationsformen (der „Kohlrabi") zu veranlassen. Diese Kohlrabiköpfchen, die reichlich Eiweißstoffe enthalten, stellen die ausschließliche Nahrung der Ameisen dar (näheres darüber im Kap. V, 2d).

Auch unsere Fauna beherbergt einen Pilzzüchter, nämlich Lasius fuliginosus, welcher in den Wänden seines Kartonnestes einen als Septosporium myrmecophilum beschriebenen Pilz kultiviert. Die Bedeutung dieses Pilzes für die Ameisen ist noch nicht völlig klar; jedenfalls aber spielt er bei weitem nicht eine so wichtige Rolle im Ameisenhaushalt wie der Atta-Pilz (näheres vgl. Kap. IV, A 6).

Die Pflanzenzucht der Ameisen beschränkt sich aber nicht nur auf Pilze, sondern erstreckt sich auch auf höhere Pflanzen. Wenn sich auch die Aristida-Kulturen der berühmten „ackerbautreibenden Ameise" Lincecums als zufällige Nebenprodukte erwiesen haben (s. Kap. V, 2c), so hat uns doch neuerdings Ule Fälle kennen gelehrt, in denen die Ameisen besondere Epiphyten („Ameisenepiphyten") hoch oben auf Bäumen säen und pflegen, indem sie die Samen und Würzelchen mit Erde umgeben. Es entstehen dadurch die hübschen, an Blumenampeln erinnernden „Ameisengärten", die im Amazonasgebiet eine häufige Erscheinung sind (näheres darüber s. Kap. IV, A, 1e).

In allen diesen Fällen besorgen natürlich die Ameisen auch die Verbreitung der betreffenden Pflanzen (das Atta-Weibchen nimmt etwas vom Pilz auf den Hochzeitsflug mit usw).

Aber auch sonst kommt den Ameisen in der Verbreitungsbiologie der Pflanzen eine nicht unwesentliche Rolle zu. Wir haben oben mehrfach gehört, daß viele Ameisen die Gewohnheit haben, Pflanzensamen einzutragen, sei es zur Nahrung oder zur Pilzdüngung (Atta) oder als Baumaterial (Haufen bauende Ameisen). Nicht alle Samen aber erreichen ihren Bestimmungsort, viele entfallen den Ameisen während des Transportes, und kommen so da und dort zur Entwickelung usw. Erst in jüngster Zeit hat Sternander auf die große Bedeutung der Ameisen als Pflanzenverbreiter hingewiesen; er sucht sogar verschiedene Organisationserscheinungen der Samen (ölführende Anhängsel, Wülste usw.) als Lockmittel für die Ameisen zu deuten (analog den extrafloralen Nektarien).

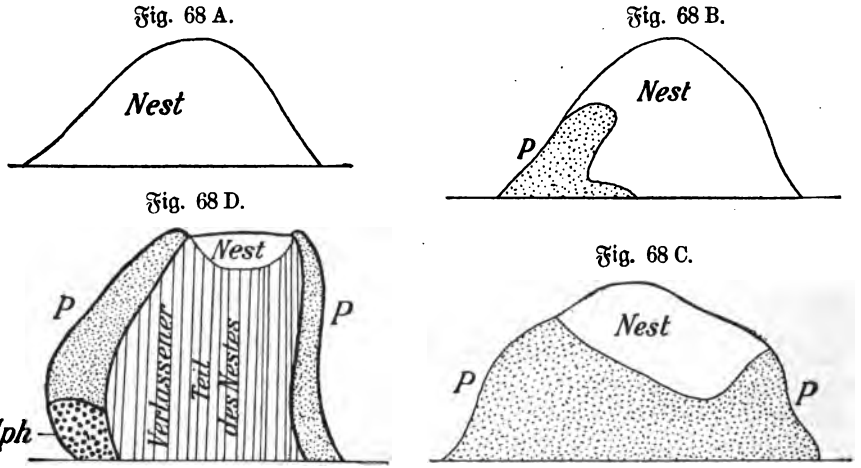
4. Die Pflanzen als Feinde der Ameisen. — Die Ameisen als Hügelbildner.

Nicht immer bietet die Pflanzenwelt den Ameisen nur Nutzen, sondern sie kann letzteren mitunter recht unangenehm werden. So scheiden z. B. die Lattich-Arten einen klebrigen, rasch erhärtenden Saft aus, in dem viele der darüberlaufenden Ameisen ihren Tod finden.

Ich habe ferner oben (Kap. III, 3b) darauf hingewiesen, daß schwache Völker nicht selten infolge reichlicher Schimmelbildung im Neste zugrunde gehen können.

Nun möchte ich hier noch einen anderen Kampf zwischen Pflanzen und Ameisen erwähnen, der von Nils Holmgren (1904) in den Sümpfen Lapplands beobachtet wurde. In diesen Sümpfen ist Formica exsecta eine häufige Erscheinung; doch verhält sich diese Ameise bezüglich ihres Nestbaues

auffallend verschieden je nach der Zone, in der ihr Nest sich befindet. In der äußeren Weidezone, wo reichliches Baumaterial vorhanden ist, erreichen die Haufen eine beträchtliche Höhe; in der inneren Zone dagegen werden sie niemals so hoch, sind dafür aber viel zahlreicher. Dies rührt einmal daher, daß ihnen hier weniger Baumaterial zur Verfügung steht: vor allem aber werden hier die Ameisenhaufen stetig durch die Invasion von Pflanzen, und zwar von Polytrichum strictum bedroht. Von der Basis her aufsteigend, überzieht der Polytrichum-Teppich allmählich den ganzen Ameisenhaufen und verdrängt infolge der zunehmenden Feuchtigkeit die Bewohner Schritt für Schritt daraus [1]). Die Kolonie wird durch fortwährende Auswanderung immer kleiner; nur noch im obersten Teil des bewachsenen Haufens (in der „Narbe") befindet sich schließlich eine spärliche Gesellschaft, bis auch diese zur Auswanderung gezwungen wird und nun der ganze



Schematische Darstellung der Polytrichum (*P*) und Sphagnum (*Sph*)-Invasion in einen Ameisenhaufen. Nach Nils Holmgren aus Meisenheimer.

einstige Ameisenhaufen von der Polytrichum-Vegetation okkupiert ist. Doch nicht allzu lange soll sich das Polytrichum seines Sieges erfreuen; denn bald ergeht es ihm ebenso wie den Ameisen, d. h. es wird durch einen neuen Eindringling, Torfmoose (Sphagnum), verdrängt (Fig. 68). Und so geht schließlich aus dem Ameisenhaufen als Endprodukt ein Sphagnum-Hügel hervor, auf dem noch eine ganze Reihe anderer niederer Pflanzen im Laufe der Zeiten sich ansiedeln. Es spielen also die Ameisen eine wichtige Rolle bei der Hügelbildung in diesen Sümpfen, indem ihre Nester als Ansatzpunkte der Moor- und Torfvegetation dienen.

[1]) Herr Dr. A. Ludwig brachte mir aus einem Moor im Grunewald bei Berlin eine Anzahl getrockneter Polytrichum strictum-Polster mit, deren basale Hälfte von Gängen und Kammern durchzogen sind. Die Bewohner derselben, eine Myrmica-Art, werden hier erst durch die wachsende Feuchtigkeit, die die allmählich eindringenden, stärker wasserspeichernden Sphagnen hervorrufen, verdrängt. Ähnliches beobachtete Kuhlgatz (1902) in den Mooren Westpreußens.

Literatur.

Beccari, O., Piante ospitatrici ossia piante formicarie della Malesia et della Papuasia. Malesia. Bd. 2.

Belt, Th., The Naturalist in Nicaragua 1874.

Dahl, Fr., Das Leben der Ameisen im Bismarcksarchipel. Berlin 1901.

Emery, C., Zur Biologie der Ameisen. In: Biol. Zentralbl. 11, 165 bis 180 (1891).

Forel, A., Les Fourmis de la Suisse 1874, p. 230 ff.

Forel, A., Die Ameisenfauna Bulgariens. In: Verhandl. d. Zool. bot. Ges. Wien 1892, S. 305 bis 318. (Über Liometopum.)

Forel, A., In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonasgebiet und aus Peru. In: Zool. Jahrb. (Systemat.) 20, 677 bis 707 (1904).

Francé, R. H., Das Liebesleben der Pflanzen. Stuttgart 1906.

Holmgren, Nils, Ameisen als Hügelbildner in Sümpfen. In: Zool. Jahrb. (Systemb.) 20, 353 bis 370, mit 11 Fig. (1904).

Huth, E., Ameisen als Pflanzenschutz. Verzeichnis der bisher bekannten myrmekophilen Pflanzen. Berlin 1886.

Huth, E., Myrmekophile und myrmekophobe Pflanzen. Berlin 1887.

Ihering, H. v., Die Ameisen von Rio Grande do Sul. In: Berl. ent. Zeitschr. 1894.

Kuhlgatz, Th., Vorstudien über die Fauna des Betula nana-Hochmoores im Culmer Kreis in Westpreußen. In: Nord. Wochenschr., N. F. 1, S. 613, 1902.

Meisenheimer, J., Referat über Nils Holmgren. In: Naturw. Wochenschrift, N. F. 3, Nr. 61, S. 970 bis 971.

Möller, A., Über die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena 1893.

Müller, Fritz, Die Imbauba und ihre Beschützer. In: Kosmos 8 (1880/81).

Müller, Fritz, Über die Haarkissen der Imbauba. In: Jen. Zeitschr. f. Nat. 10 (1876).

Nüßlin, O., Leitfaden der Forst-Insektenkunde. Berlin 1905.

Raciborski, M. v., Über myrmekophile Pflanzen. In: Flora 87, 38 ff., 1900.

Rettig, Ernst, Ameisenpflanzen — Pflanzenameisen. In: Beiheft z. Bot. Zentralbl. 17. Jena 1904.

Rumphius, Amboinsche Kruidboek. 6 (1750).

Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie. S. 147 bis 170. Jena 1898.

Schumann, K., Die Ameisenpflanzen. Hamburg 1889.

Schumann, K., Ameisenpflanzen. In: Gartenflora 1902.

Sternander, R., Den Skandinaviska Vegetationens Spridningsbiologie. (Zur Verbreitungsbiologie der Skandinavischen Pflanzenwelt.) Upsala 1903. (Über die Verbreitung der Pflanzen durch Ameisen, S. 234 bis 310, 360 bis 387, 450 bis 452, 455).

Ule, E., Ameisengärten im Amazonasgebiet. In: Englers Bot. Jahrb. 30, Beibl. Nr. 68, S. 45 bis 52.

Ule, E., Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrom. In: Karsten und Schenk, Vegetationsbilder. Dritte Reihe, Heft 1.

Wasmann, E., Zur Myrmekophagie des Grünspechtes. In: Tydschr. v. Entom. 48, 6 bis 12, 1906.

Wettstein, R. v., Über Kompositen der österr.-ungar. Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen. In: Sitzungsber. Akad. Wien 1888.

Wheeler, W. M., On the pupation of Ants and the peasibility of establishing the Guatemalan Kelep or Cotton-Weevil Ant in the United States. In: Science U. S. 20, 437—440 (1904).

Zehntes Kapitel.

Psychologie.

Wir haben im Verlaufe unserer Darstellung höchst auffallende Tätigkeiten der Ameisen kennen gelernt, Tätigkeiten, die wir sonst nur noch beim Menschen anzutreffen gewohnt sind; ich erinnere nur an die Kriege, Sklavenjagden, Viehzucht, den Gartenbau usw. Aber nicht nur diese extremsten Produkte der Ameisenkultur, sondern auch schon die alltäglichen Lebensäußerungen, mögen sie sich auf die Brutpflege oder den Nestbau oder auf die Nahrungsversorgung beziehen, sind kompliziert genug, unsere Bewunderung in hohem Maße zu erregen.

Es ist natürlich von größtem Interesse für uns, zu wissen, worauf denn alle diese Tätigkeiten, worauf das harmonische Zusammenleben der Gesellschaft beruht. Sind es menschenähnliche Raisonnements und Pflichtgefühle, welche das Zusammenarbeiten so vieler Tausender von Individuen zu einem gemeinsamen Zwecke bedingen? Haben die Ameisen eine menschliche Moral, menschliche Tugenden und Laster? — Oder sind es in der Hauptsache ererbte Instinkte, verbunden mit einigem Assoziationsvermögen, welche ihre Handlungen leiten? — Oder beruht endlich vielleicht gar alles nur auf blinden Reflexen, und sind die Ameisen nur Reflexmaschinen?

Jede dieser drei Möglichkeiten hat ihre Anhänger gefunden. Da sind zunächst die Anthropomorphisten Büchner, Brehm, Marshall u. a., welche in den Ameisen tatsächlich kleine Menschen sehen und aus deren Handlungen hohe Intelligenz herauslesen, und welche sich nicht genug tun können, die selbstbewußte Aufopferung, die strenge Moral und die edlen Tugenden der Ameisen zu preisen.

Den krassen Anthropomorphisten diametral gegenüber steht der Reflextheoretiker Bethe, welcher von einer Ameisenpsyche überhaupt nichts wissen will, sondern überall nur blinde Reflexe sieht. Aller Empfindung bar sollten die Ameisen in all' ihrem Tun und Treiben nur starren Reflexen folgen, gleichwie die blecherne Ente dem Magnet. So sollten sie z. B. mit ihren kompliziert gebauten Augen nicht wirklich „sehen", sondern der ganze optische Apparat sollte nur zur Vermittelung eines Photoreflexes dienen, welcher die Ameisen dann in dieser oder jener Richtung zu laufen zwingt.

Zwischen diesen beiden Extremen stehen die Myrmekologen von Fach: Forel, Emery, Wasmann, Wheeler u. a., welche das Leben der Ameisen

nicht nur aus Büchern oder einigen Laboratoriumsexperimenten, sondern auf Grund jahrelanger eifriger Studien aus eigener Anschauung durch und durch kennen. Diese sehen in den Ameisen weder intelligente Miniaturmenschen, noch auch bloße Reflexmaschinen, sondern Wesen, welche zwar in der Hauptsache nach ererbten Instinkten handeln, jedoch deutlich plastische Anpassungen (Modifikationsvermögen) erkennen lassen.

Die anthropomorphistische Anschauung ist nichts anderes als eine Kuriosität! Die Anthropomorphisten vertreten einerseits den Standpunkt des Monismus, und sehen also in der Seele lediglich eine Funktion des Gehirns. Es steht also für sie einerseits fest, daß die Höhe der geistigen Fähigkeiten von der (absoluten) Größe des Großhirns abhängig ist; andererseits aber setzten sie über den riesigen Unterschied zwischen Ameisen- und Menschengehirn ruhig hinweg und schreiben dem stecknadelknopfgroßen Ameisengehirn das gleiche hohe Funktionsvermögen zu wie dem gewaltigen Menschengehirn. Eine größere Inkonsequenz als diese dürfte in der modernen Geschichte der Naturwissenschaft kaum wieder zu finden sein.

Wir können deshalb bei unserem psychologischen Streifzuge an Büchner, Marshall usw. ruhig vorbeigehen und werden daher im folgenden lediglich die beiden anderen Anschauungen berücksichtigen und prüfen, welche von ihnen sich besser mit den biologischen Tatsachen in Einklang bringen läßt.

Bevor wir aber dazu übergehen, müssen wir einen kurzen Blick auf die Sinne der Ameisen werfen.

Die Sinne der Ameisen.

Die Ameisen besitzen nachweislich Geruchs-, Gesichts-, Geschmacks- und Tastsinn. Ein Gehörssinn ist noch nicht zweifellos festgestellt.

Der Geruchssinn spielt weitaus die Hauptrolle im Leben der Ameise. Er hat seinen Sitz in den Antennen, und zwar in den Endgliedern bzw. den Porenplatten, Geruchskolben usw.[1]). Nach Miß Fieldes (1901) Untersuchungen scheinen sich die einzelnen Glieder bezüglich Geruchsrezeption verschieden zu verhalten, d. h. es soll jedes Glied auf die Wahrnehmung nur eines ganz bestimmten Geruches abgestimmt sein: der Fußspurgeruch soll nur mit dem 10., der Individualgeruch nur mit dem 11., der Nestgeruch nur mit dem 12. Glied wahrgenommen werden. Die für die Brutpflege nötige Geruchswahrnehmung soll an das 8. und 9. Glied gebunden sein, während fremde feindliche Gerüche nur mit dem 6. und 7. Glied aufgenommen werden.

Da der Geruchssinn der Ameisen an den beweglichen Fühlern sitzt, so muß derselbe, wie Forel (1901) treffend und klar ausgeführt, von dem unsrigen qualitativ verschieden sein. Indem die Fühler in ständiger Bewegung sind und beim Vorwärtsschreiten alle Gegenstände rechts und links betasten, geben sie den Ameisen nicht nur eine Vor-

[1]) Zwischen diesen Porenplatten usw. finden sich mehrfach noch eigentümliche Organe, die als „Flaschen"- und „Champagnerpropforgane" beschrieben sind (Forel, Kraepelin). Die Bedeutung derselben ist noch unklar; vielleicht sind es Drüsen?

stellung von den chemischen Eigenschaften des berührten Objektes, sondern zugleich auch von der Form desselben. „Die Fühler werden eine förmliche Geruchskarte des Weges aufnehmen, und zwar eine doppelte: a) eine scharfe, aber auf nächste Nähe beschränkte Kontaktgeruchskarte, welche eine genaue Geruchsform der berührten Gegenstände (runde Gerüche, viereckige, längliche Gerüche) geben, und ferner harte Gerüche, weiche Gerüche verschaffen wird, indem sie sich mit den Tastenempfindungen kombiniert; b) eine weniger scharfe, dafür aber auf eine gewisse Entfernung orientierende Karte der weiter duftenden Gegenstände." Forel bezeichnet diesen von unserem Geruchssinn doch recht abweichenden Sinn als „topochemischen Geruchssinn". Derselbe gibt in Verbindung mit der starken Entwickelung des Großhirns geradezu den Schlüssel zur Ameisenpsychologie. Entfernt man die Fühler einer Ameise, so nimmt man ihr auch die Fähigkeit, Freund und Feind zu unterscheiden, sich im Raume zu orientieren, sich gegenseitig Mitteilung zu machen usw.

Der Gesichtssinn hat lange nicht die allgemeine und wichtige Bedeutung für die Ameise wie der Geruchssinn. Geht er doch einer ganzen Anzahl Ameisen überhaupt vollkommen ab. Über die verschiedene Ausbildung der Augen bei den verschiedenen Arten und Ständen ist oben (Kap. I) schon berichtet worden. Das Netzauge (Seitenauge) gibt nach Exner ein einziges aufrechtes Bild, dessen Klarheit von der Zahl der Facetten und Konvexität des Auges abhängt. Die Unbeweglichkeit der Augen hat zur Folge, daß eine ruhende Ameise ruhende Objekte, zumal kleine, schwer oder gar nicht sieht. Der Gesichtssinn der Netzaugen ist demnach besonders für das Sehen der Bewegungen, d. h. der relativen Ortsveränderung des Netzhautbildes eingerichtet (Forel). Eine besondere Eigentümlichkeit des Gesichtssinnes besteht darin, daß die Ameisen ultraviolette Strahlen wahrzunehmen vermögen. Sie zeigen sich gegen diese sogar am allerempfindlichsten, wie Lubbock, Forel und Miß Fielde nachgewiesen haben.

Welche Funktion die Ozellen erfüllen, darüber sind wir noch im Unklaren. Nach Forel, dem sich v. Buttel, Smalian u. a. anschließen, dienen sie wahrscheinlich nur zum Sehen in nächster Nähe in dunklen Räumen.

Der Geschmackssinn hat seinen Sitz an den Mundteilen, speziell der Zunge und den Maxillen (s. Kap. I). Die Geschmacksreaktionen sind ähnlich den unsrigen.

Der Tastsinn ist über den ganzen Körper durch Tasthaare oder Tastpapillen vertreten. Er reagiert ganz besonders auf feine Erschütterungen der Luft und der Unterlage und kann dadurch eventuell einen Gehörssinn vortäuschen (Forel). Als besondere Formen des Tastsinnes ist noch der photodermatische Sinn und der Temperatursinn zu erwähnen.

Ein Gehörssinn ist, wie gesagt, bis jetzt noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Es sind zwar von Lubbock und Janet in den Tibien und verschiedenen anderen Körperteilen „chordotonale Organe" beschrieben, ob dieselben aber wirklich zur Vermittelung von Gehörsempfindungen dienen, ist nicht bewiesen. Ein Moment spricht allerdings dafür, nämlich die Lautäußerungen, deren verschiedene Ameisen fähig sind (s. Kap. VI, 2a).

Das Großhirn der Ameise.

Als Großhirn bezeichnen wir das den Muskel- und Sinneszentren *übergeordnete* Nervenzentrum. Über den Bau desselben (die Corpora pedunculata usw.) bitte ich im ersten Kapitel nachzulesen. Dem Großhirn fällt die Funktion zu, die Sinneseindrücke aufzuspeichern, zu fixieren und sie in verschiedener Weise zu assoziieren; es ist also der Sitz der sogenannten plastischen Tätigkeiten. In dieser Beziehung ist ein Vergleich der drei Stände sehr lehrreich: beim ♂ ist das Großhirn fast ganz verkümmert, beim ♀ ist es ziemlich gut ausgebildet, um beim ☿ seine mächtigste Entfaltung zu erreichen (vgl. Fig. 16). Diesem morphologischen Verhalten entspricht genau der Grad und die Komplikation der geistigen Fähigkeiten: die Männchen sind ungemein dumm und handeln fast rein automatisch; viel höher stehen die Weibchen, bei denen sich eine deutliche psychische Plastizität nachweisen läßt; weitaus am höchsten aber sind die geistigen Fähigkeiten bei den Arbeitern ausgebildet, in deren Händen ja auch das ganze Staatswohl gelegen ist.

Ein weiterer Beweis, daß das Großhirn das eigentliche Assoziationszentrum darstellt, ergibt sich aus den *Verletzungen des genannten Organs*. Nach *Forel* (1873) erzeugt jede schwere Verletzung des Ameisengehirns anfänglich Konvulsionen und zahlreiche Reflexbewegungen, jede für sich koordiniert, jedoch ohne gegenseitige Koordination, ohne Zweck usw. Darauf folgt ein Zustand der Betäubung. Formica rufibarbis, deren Gehirn von den Sichelmandibeln einer Amazone durchbohrt wird, bleibt zunächst wie angenagelt auf dem Platze stehen; sodann durchläuft hier und da ein Zittern den ganzen Körper und von Zeit zu Zeit zuckt eines der Beine in die Höhe. Wenn man sie reizt, macht sie wohl noch koordinierte Abwehrbewegungen; sobald jedoch der Reiz aufhört, fällt sie wieder in ihre frühere Betäubung. Einer auf einen bestimmten Zweck gerichteten Handlung ist sie vollkommen unfähig; sie sucht nicht mehr zu fliehen, nicht mehr anzugreifen, nicht mehr in ihr Nest zurückzukehren oder sich mit ihren Genossen zu vereinigen, auch nicht mehr vor der Sonne, vor Wasser oder Kälte sich zurückzuziehen; sie hat die elementarsten Instinkte der Furcht und Selbsterhaltung vollkommen verloren. Die so verwundete Ameise ist nur noch eine Reflexmaschine und gleicht *vollkommen der Taube, welcher Flourens die Großhirnhemisphären exstirpiert hatte*[1]) (Forel).

* * *

Wir wollen nun dazu übergehen, einige Probleme der Ameisenpsychologie zu untersuchen. Alle biologischen Erscheinungen des Ameisenlebens psychologisch zu analysieren, ist natürlich in so engen Grenzen vollkommen ausgeschlossen; es würde dies ein Werk von zehnfachem Umfang dieses Buches erfordern. Ich muß mich daher nur hier auf einige besonders wichtige Punkte

[1]) Hätte *Bethe* diese Tatsachen, ja überhaupt nur das Vorhandensein eines Großhirns mehr berücksichtigt, so würde er wohl kaum zu einer solch extremen Anschauung wie der Reflextheorie gelangt sein.

beschränken, und zwar will ich — dem Beispiel Lubbocks, Wasmanns, Bethes usw. mich anschließend — folgende vier Fragen zu beantworten suchen: 1. Wie erkennen sich die Ameisen untereinander? 2. Wie finden die Ameisen ihren Weg? 3. Besitzen die Ameisen Mitteilungsvermögen? 4. Besitzen die Ameisen ein formelles Schlußvermögen.

Wie erkennen sich die Ameisen?

Die Mitglieder einer Kolonie leben bekanntlich in der größten Harmonie miteinander und tun sich niemals ein Leid. Setzt man aber eine fremde Ameise in ihr Nest, so fahren sie sofort darauf los, zerren sie nach allen Richtungen und schaffen sie tot oder lebendig hinaus. Die Ameisen vermögen also Freund und Feind sehr gut zu unterscheiden. Ja selbst eine monate- oder jahrelange Trennung kann ihr Benehmen gegen Freunde nicht verändern; denn wenn man eine lange isoliert gehaltene Ameise wieder in ihr altes Nest zurücksetzt, so wird sie ohne weiteres wieder aufgenommen (Huber, Forel, Lubbock u. a.[1]).

Es fragt sich nun, worauf beruht dieses Unterscheidungsvermögen? Forel hat in seinem berühmten Buch (1874) zum erstenmal durch das Experiment wahrscheinlich gemacht, daß der topochemische Geruchssinn die Hauptrolle dabei spielt. Er zeigte, daß eine der Fühler beraubte Ameise nicht mehr imstande ist, Freund und Feind zu erkennen. Es blieb bei diesem Experiment allerdings noch die Möglichkeit offen, daß die Erkennung durch Zeichen (Parole), die sich die Ameisen gegenseitig mit den Fühlern geben, geschehe. Doch erwies sich auch diese Eventualität als unzutreffend, indem nämlich ihrer Fühler beraubte oder mit Chloroform betäubte Ameisen von ihren Gefährtinnen durch Berührung mit den Fühlern sehr gut erkannt wurden (Wasmann, Lubbock). Und so bleibt die von Forel gemachte Annahme zu Recht bestehen.

Forel, Wasmann, McCook, Bethe u. a. haben ferner nachgewiesen, daß Ameisen, welche von feindlicher Ameisensäure bespritzt, oder in feindliches Ameisenblut, oder in Alkohol, oder auch nur in Wasser getaucht wurden, von ihren eigenen Nestgenossen zuerst nicht oder wenigstens nur unsicher erkannt werden. Diese Erfahrung führt uns einen Schritt weiter und zeigt uns klar, daß es ein den Ameisen anhaftender Geruchstoff ist, welcher die Unterscheidung von Freund und Feind ermöglicht.

Bei ganz jungen eben aus der Puppe geschlüpften Ameisen ist dieser spezifische Geruchstoff noch nicht vorhanden, wie aus dem indifferenten Verhalten fremder Ameisen gegen solche zu ersehen ist[2]). Isoliert man nun ganz junge Exemplare und setzt sie erst nach einiger Zeit, wenn sie erhärtet und ausgefärbt sind, wieder in ihr altes Nest, so werden sie dort sofort als Freunde

---

[1]) Daß dieses Unterscheidungsvermögen für die Ameisen unbedingt erforderlich ist, leuchtet ohne weiteres ein; ohne dasselbe wäre ja ein geordnetes Staatenleben ausgeschlossen.

[2]) Darauf beruht die Möglichkeit, künstlich gemischte Kolonien aus verschiedenen Arten herzustellen (Kap. VII).

aufgenommen — ein Beweis, daß der spezifische Geruchstoff nicht von außen kommt, sondern von den Individuen selbst produziert wird. Auch aus folgender Erscheinung geht dies hervor: Badet man eine Ameise in Alkohol und setzt sie dann (nachdem sie getrocknet) sofort wieder in ihr altes Nest, so wird sie von ihren Nestgenossen nicht gleich wieder erkannt, sondern zuerst mit feindlicher Aufmerksamkeit verfolgt; läßt man sie aber nach dem Bade noch längere Zeit isoliert, so wird sie von ihren Nestgenossen ohne jedes Zeichen von Argwohn wieder aufgenommen (Bethe).

Diese Tatsachen liefern uns die Basis für unser eigentliches Problem, dessen Fragestellung lautet: Ist das gegenseitige Erkennen ein bloßer Chemoreflex, oder geschieht die Erkennung auf Grund von wirklichen Geruchswahrnehmungen und Empfindungen?

Wenn wir eine fremde Ameise in ein Nest setzen, so sehen wir, daß jede Ameise, die dem Fremdling begegnet und ihn mit den Fühlern berührt, sofort die Mandibeln weit öffnet und sich in Angriffsstellung setzt. Der Vorgang vollzieht sich so rasch, sicher und regelmäßig, daß wir ihn als „reflektorisch" bezeichnen können. Auch wir Menschen verhalten uns ähnlich bei Begegnung eines gefürchteten Tieres; wenn wir uns z. B. neben einer Schlange niedersetzen, so fahren wir im Moment, da wir sie gewahren, blitzartig in die Höhe. Das ist auch ein reflektorischer Vorgang; denn die Situation kommt uns meistens erst nach dem Auffahren zum Bewußtsein. Ebensowenig nun, wie wir daraus schließen dürfen, die Erkennung der Schlange sei nichts anderes als ein Photoreflex, ebensowenig darf uns das erste Verhalten der sich begegnenden Ameisen allein maßgebend sein für die Beurteilung der psychologischen Vorgänge, die sich beim Erkennen abspielen.

Bethe hat dies zu wenig berücksichtigt und ist daher bei seinen Experimenten vielfach zu Fehlschlüssen gelangt. Hier interessieren uns vor allem seine verschiedenen Badeexperimente, die an und für sich sehr hübsch und lehrreich sind. Dieselben bestanden darin, daß er einzelne Ameisen zuerst in Alkohol wusch (um den Eigengeruch zu entfernen) und sie dann in der Brühe (Blut) zerquetschter anderer Ameisenarten badete. Wenn er eine feindliche Ameise A in dem Blute einer Ameise B badete und sie dann in das Nest der letzteren setzte, so wurde jene, wenn sie körperlich auch noch so verschieden war, von diesen freundlich aufgenommen. Badete er dagegen eine Ameise B in dem Blute der A und setzte dann die B wieder in ihr altes Nest zurück, so wurde sie von ihren eigenen Nestgenossen wie eine feindliche Ameise behandelt. Nach Bethe ist es also ein leichtes, Freund in Feind und Feind in Freund zu verwandeln. Wäre dem wirklich so, so hätte Bethe in der Tat ein Argument für seine Theorie geliefert.

Bethe hat aber, wie es scheint, nur die allererste Wirkung, welche das gebadete Tier auf die anderen Ameisen ausübte, beobachtet, das weitere Verhalten aber nicht verfolgt. Denn Wasmann wiederholte die Badeexperimente und kam dabei zu wesentlich anderen Resultaten: Die Ameisen stutzten zwar anfangs, als ihr maskierter Nestgenosse zurückkam, doch es dauerte gewöhnlich nicht sehr lange, bis sie durch genaues Betasten mit den Fühlern ihren Kameraden unter der Maske erkannten. Ebenso wurden die maskierten Feinde

nach nicht langer Zeit als solche erkannt und auch als solche behandelt, d. h. getötet. Von einer Verwandlung von Freund in Feind und umgekehrt ist also keine Rede. Mit einem bloßen Chemoreflex kommen wir hier nicht aus. Wie kommt denn der Reflexautomat dazu, den maskierten Gefährten überhaupt näher zu untersuchen? Als richtiger Automat müßte er doch auf den ungleichen Geruch unbedingt feindlich und auf den gleichen Geruch freundlich (bzw. gar nicht) reagieren, gleichgültig, von wem dieser Geruch ausging!

Reflexe sind starr und können (wenigstens qualitativ) nicht verändert werden. Nun gibt es aber eine große Anzahl Beispiele aus dem Ameisenleben, welche beweisen, daß die Geruchsreaktion der Ameisen qualitativ veränderlich ist. Wasmann weist auf die „internationalen Beziehungen der echten Ameisengäste" hin, aus denen mit Sicherheit zu erschließen ist, daß die Ameisen zu lernen vermögen, auf Grund angenehmer sinnlicher Erfahrungen (Geschmackswahrnehmungen) auf bestimmte Geruchsstoffe in ganz anderer Weise zu reagieren, als sie es vordem getan. Denn viele Ameisen sind imstande, neue Gäste kennen zu lernen und bei sich aufzunehmen, auf deren Geruchsstoff sie bei der ersten Begegnung entschieden feindlich reagierten[1]).

Ferner sei auf die im Kapitel VI mitgeteilten „Friedensschlüsse" hingewiesen. Wenn zwei Ameisenkolonien, welche in enger Nachbarschaft zu leben gezwungen sind, nach längeren Feindseligkeiten unter dem Drucke der Notwendigkeit miteinander Frieden zu schließen vermögen, d. h. lernen können, nicht mehr feindlich auf die ungleichen Geruchsstoffe zu reagieren, so kann auch die anfängliche Feindseligkeit zwischen beiden unmöglich lediglich Chemoreflex gewesen sein. Man kann hier nicht etwa einwenden, es habe eine gleichmäßige Mischung der Geruchsstoffe der beiden Völker stattgefunden (wie z. B. bei den Schüttelnestern Forels); denn die beiden Kolonien vereinigen sich ja nicht miteinander, sondern bleiben stets getrennt (mitunter sogar ziemlich weit).

Solche Fälle von Reaktionsänderungen, die sich noch reichlich vermehren ließen, stehen mit der Bethe'schen Reflextheorie in direktem Widerspruch.

Bethe behauptet ferner, die feindliche Reaktion der Ameisen auf ungleiche Gerüche sei angeboren[2]), und belegt diesen Satz mit mehreren Experimenten. Er entnahm z. B. einem Lasius-Nest ganz junge weiche Exemplare und hielt sie bis zur Erhärtung in einer Schachtel. Ein Feind war ihnen noch nie begegnet, trotzdem gerieten alle, die auf ein Tetramorium-Nest gesetzt wurden,

---

[1]) Übrigens geht aus der Erscheinung der Myrmekophilie auch hervor, daß die Erkennung nicht immer ausschließlich vermittelst des topochemischen Geruchssinnes erfolgt, sondern daß auch der Gesichtssinn der Ameisen dabei eine (wenn auch wahrscheinlich weit geringere) Rolle spielen kann. Denn die oft überraschende Mimikry der Ameisengäste, deren Grad deutliche Beziehungen zur Ausbildung des Gesichtssinnes (Augen) ihrer Gäste erkennen läßt, ist sonst gar nicht zu verstehen. Ausführliches darüber ist bei Wasmann (1899, S. 34 bis 59) zu finden.

[2]) Bethe legt auf das „Angeborensein" einen großen Wert, indem er diese Eigenschaft geradezu als das Hauptcharakteristikum des Reflexes ansieht. Dies ist aber ein Irrtum; wohl sind alle Reflexe angeboren, andererseits aber ist nicht alles, was angeboren ist, Reflex (vgl. Wasmann 1899, S. 4 bis 10).

in die größte Unruhe, während andere in ihr altes Nest zurückversetzt, ruhig ohne jede feindliche Reaktion zwischen ihren angeborenen Nestgenossen umherliefen. Gegen die Richtigkeit, vielmehr Allgemeingültigkeit dieses Resultates wurde von Wasmann Widerspruch erhoben, und zwar unter Hinweis auf die gemischten Kolonien, speziell die Raubkolonien. Denn die in den Raubkolonien aufgezogenen Sklaven reagierten freundlich bzw. gar nicht auf den ungleichen Geruchsstoff der Herren, während sie doch unbedingt feindlich reagieren müßten, wenn ihnen die Reaktion angeboren wäre! Dieser Einwand erschien in der Tat bis vor kurzem sehr gewichtig, ja schier unüberwindlich für Bethe. Nach den neuesten Ergebnissen über die Entstehung der gemischten Kolonien, die wir Wheeler und Wasmann verdanken, hat derselbe jedoch bedeutend an Schärfe verloren. Denn wir wissen jetzt, daß die Raubkolonien aus Adoptionskolonien hervorgehen, und daß also bereits die ersten Herren-Arbeiter von den Sklaven erzogen werden, so daß die Herren schon von Anfang an keinen reinen Eigengeruch mehr haben, sondern infolge der Pflege (Beleckung) seitens der Sklaven einen stark mit dem Sklavengeruch versetzten Mischgeruch. Die sekundär geraubten Sklaven, die in dem Herrennest auskommen, stehen also keineswegs dem reinen, gänzlich ungleichen Herrengeruch gegenüber, sondern einem Mischgeruch, in welchem ihr Eigengeruch stark vertreten ist. Dadurch wird der Wasmannsche Einwand entschieden etwas gemildert, jedoch nicht gänzlich aufgehoben, denn es bleibt immer noch zu erklären, wie die Sklaven dazu kommen, auf den Mischgeruch genau so zu reagieren wie auf den Eigengeruch!

Aber selbst wenn dieser Einwand nichtig sein sollte, haben uns die früheren Überlegungen schon zur Genüge gezeigt, daß das Problem der gegenseitigen Erkennung nicht durch die Annahme einfacher Chemoreflexe zu lösen ist. Es soll nicht geleugnet werden, daß Chemoreflexe bei der Unterscheidung von Freund und Feind beteiligt sind; jedoch verlangen alle die Beispiele des allmählichen Kennenlernens, auf die wir oben summarisch hingewiesen, außerdem unbedingt noch das Dazwischentreten psychischer Elemente, durch welche gute und schlechte Erfahrungen, Geschmacks-, Geruchs- (und ev. auch Gesichtsempfindungen) zu neuen Assoziationen verbunden werden.

Wie finden die Ameisen ihren Weg?

Wie beim gegenseitigen Erkennen, so spielt auch bei der Orientierung im Raume der Geruchssinn eine wichtige Rolle. Schon Bonnet und Huber haben diese Ansicht ausgesprochen, und Forel, Lubbock, Wasmann, Bethe u. a. haben dieselbe wiederholt bestätigt, so daß heute kein Zweifel mehr darüber besteht. Aber auch der Gesichtssinn ist beim Wegfinden beteiligt, allerdings je nach den Ameisenarten in sehr ungleichem Maße. Es gibt wohl — abgesehen von den blinden Arten (Dorylinen usw.), denen dieser Sinn ja gänzlich abgeht — auch unter den mit Augen versehenen Arten verschiedene, bei denen der Gesichtssinn (für die Orientierung) kaum in Betracht kommt (so z. B. die Lasius-Arten), wie Forel, Lubbock, Bethe experimentell festgestellt haben. Gleichgültig, ob man die Cornea schwärzt oder eine Schachtel

über den Weg stellt, finden die Lasius ihren Weg so gut wie vorher; auch eine Veränderung der Umgebung des Weges (durch Entfernen größerer Gegenstände usw.) vermag sie nicht in ihrer Richtung zu beirren. Dies trifft aber keineswegs für alle Ameisen zu; denn Forel hat gezeigt, daß Formica pratensis durch Schwärzen der Cornea nicht unerheblich in ihrer Orientierung gestört wird. Und ferner zwingen uns eine Reihe biologischer Beobachtungen auch für andere Formica-Arten, ferner für Pseudomyrma usw. eine Beteiligung des Gesichtssinnes beim Wegfinden anzunehmen (s. unten).

Es fragt sich nun: ist das Wegfinden lediglich ein Chemo- bzw. Photoreflex, oder aber basiert dasselbe auf psychischen Vorgängen?

Betrachten wir zunächst solche Ameisen, welche sich bei ihren Ausgängen an scharf begrenzte Straßen halten (wie z. B. Lasius niger), so sehen wir auf diesen Straßen gewöhnlich ununterbrochene Züge hin- und herlaufender Individuen. Machen wir nun mit dem Finger einen Strich durch die Straße, so ändert sich das Bild mit einem Schlage: beiderseits des Striches bleiben die Ameisen zunächst wie gebannt stehen und stauen sich in kurzer Zeit in Massen an. Dieser Versuch, der bereits von Bonnet ausgeführt wurde, und einige ähnliche Versuche anderer führten Bethe zu der Ansicht, daß das Wegfinden lediglich ein Chemoreflex sei, der durch die von den Ameisen mit ihren Spuren hinterlassenen Geruchsstoffe ausgelöst werde. Bethe hat auch hier wieder nur die erste Wirkung des Experimentes im Auge gehabt; denn hätte er auch das weitere Benehmen der am Strich stehen gebliebenen Ameisen berücksichtigt, so hätte er unmöglich zu einer solch schablonenhaften Auffassung des Ameisenlebens gelangen können. Die durch den Strich irritierten Ameisen bleiben nicht etwa wie angenagelt stehen, sondern sie beginnen sofort mit prüfenden Fühlerschlägen den Boden zu untersuchen und „eilen, aufeinander zuspringend und lebhaft die Antennen kreuzend, längere Zeit hin und her, bis schließlich eine es wagt, den Rubikon zu überschreiten, worauf die anderen ihr folgen und die Kolonne sich wieder herstellt" (Wasmann). Ohne die Annahme eines sinnlichen Strebevermögens aber und des Vermögens einer willkürlichen Bewegung ist diese Erscheinung nie und nimmer zu erklären.

Aber abgesehen davon, versagt überhaupt obiges Experiment Bethes bei vielen Ameisen vollkommen. Man versuche einmal die Züge der Formica rufa auf diese Weise zu unterbrechen! Fährt man mit dem Finger quer durch eine rufa-Straße, so erzielt man gar keinen Erfolg; aber selbst wenn man mit einer Schaufel ein ziemlich breites Stück von der Oberfläche abkratzt, ist die Unterbrechung nicht allgemein und nur von ganz kurzer Dauer. Nach 1 oder 2 Minuten schon geht alles wieder seinen alten Gang. Andere Formica-Arten lassen sich noch weniger stören, wie z. B. F. sanguinea, bei der man den Boden vor ihrem Nest ruhig wegschaufeln kann, ohne damit die Orientierung der ein- und ausziehenden Ameisen zu unterbrechen. Keiner der je einmal einen Umzug (Nestwechsel) von F. sanguinea gesehen, wird daran festhalten wollen, daß die Ameisen dabei sklavisch einer bestimmten Spur folgen. Sie laufen zwar alle in derselben Richtung, aber durchaus nicht auf einer engen, scharf begrenzten Straße,

sondern weitauseinander, und wissen alle Hindernisse, auch frisch gesetzte (z. B. einen hingeworfenen großen Ast usw.) mit unglaublicher Schnelligkeit und Geschicklichkeit zu überwinden, ohne sich dabei in ihrer Zugrichtung stören zu lassen.

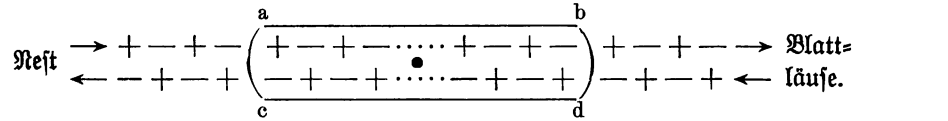
Es lassen sich noch eine ganze Reihe Erscheinungen anführen, die ebenfalls — und vielleicht noch unzweideutiger — dagegen sprechen, daß das Wegfinden überall und ausschließlich vermittelst eines von den Ameisen zurückgelassenen flüchtigen Geruchsstoffes geschieht. Huber weist schon Bonnet gegenüber darauf hin, daß es, wenn dem so wäre, nach einem heftigen Regen den Ameisen schwer sein müßte den alten Weg (zu den Blattläusen usw.) wieder zu finden, was aber den Tatsachen widerspricht; denn wir sehen nach einem Regen die Ameisen gewöhnlich sofort wieder in der alten Richtung hin und herlaufen. Ja, die Amazonen setzen zwischen ihren Raubzügen mitunter sogar mehrere Wochen aus, in welcher Zeit durch Wind und Regen die Spuren doch sicher gänzlich verwischt sind, — und dennoch schlagen sie bei einem neuen Raubzug ohne weiteres mit großer Sicherheit den alten Weg zum Sklavennest wieder ein. Auch die Experimente, die Miß Fielde mit schwimmenden Ameisen gemacht hat (1903), beweisen, daß die Ameisen sich nicht lediglich durch den Fußspurengeruch leiten lassen. Sehr interessant in dieser Beziehung sind ferner die Versuche Wasmanns, welcher Glasröhren, die vom Nest zum Futter usw. führten und längere Zeit begangen waren, durch frische Röhren ersetzte, ohne dadurch eine Störung zu veranlassen. Gab er aber den Röhren eine andere Richtung, so war eine Störung unverkennbar. Letzteres zeigt uns zugleich deutlich, daß bei den in Frage kommenden Ameisen (F. sanguinea) der Gesichtssinn für die räumliche Orientierung eine größere Rolle spielt als der Geruchssinn.

Ich könnte noch eine Menge ähnlicher Versuche aus den Arbeiten von Forel, Lubbock, Wasmann, Miß Fielde usw. anführen, doch auch die wenigen Fälle dürften schon zur Genüge zeigen, daß das Wegfinden der Ameisen nicht auf einem einfachen Chemoreflex beruhen kann. Wir müssen vielmehr den Ameisen unbedingt das Vermögen zuschreiben Geruchs- und Gesichtswahrnehmungen zu machen und dieselben zu neuen Assoziationen verbinden, ferner die Fähigkeit, die erhaltenen Geruchs- usw. -bilder aufzuspeichern und sich deren nach längerer Zeit wieder zu erinnern (vgl. Amazonen); es ist ihnen also auch ein Ortsgedächtnis nicht abzusprechen.

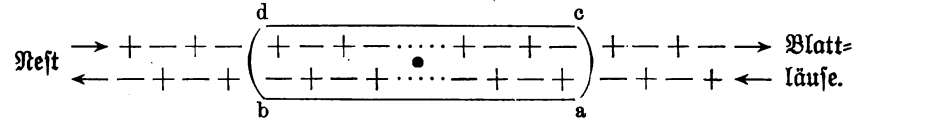
Das Problem der räumlichen Orientierung ist ungeheuer kompliziert und keineswegs mit den paar hier aufgeworfenen Fragen erschöpft. Es ist aber natürlich ganz ausgeschlossen, hier auf alle Fragen im einzelnen einzugehen. Eine Erscheinung aber muß ich hier noch berühren, welche entschieden zu den schwierigst zu erklärenden gehört, nämlich die, daß eine Ameise nicht nur die Geruchsfährte an und für sich, sondern auch die Richtung derselben zu erkennen vermag. Wenn man von der Straße, auf der zahlreiche Ameisen hin und her laufen, eine entfernt, und sie nach einiger Zeit wieder zurücksetzt, so verfolgt sie stets dieselbe Richtung, in der sie vor dem Experiment gelaufen ist.

Was ist es nun, das den Ameisen die Richtung anzeigt? Nehmen wir als gegeben an, daß sie sich nach den hinterlassenen Geruchsspuren orientieren, so müssen wir weiter folgern, daß sie die „Hinspuren" von den „Herspuren" unterscheiden können. Lediglich zwei verschiedene chemische Stoffe für die „Hin-" und „Herspuren" anzunehmen, genügt jedoch nicht: denn dadurch würde ja die Richtung nicht angegeben sein. „Es muß also noch etwas hinzukommen, das angibt: in dieser Richtung gehts zum Nest, in jener gehts vom Nest fort." Bethe nennt dieses Etwas „Polarisation", d. h. er nimmt an, daß die Spur in der einen Richtung anders beschaffen ist als in der anderen. Zu dieser Annahme wurde er vor allem durch seine interessanten „Drehscheibenversuche" geführt. Drücken wir die Polarität durch die Zeichen + — aus, so ergibt eine in einer Richtung führende Spur lauter + — $\overline{(+ - + - + -)}$ + —. Bethe legte nun eine Ameisenstraße so an, daß ein Teil davon über eine drehbare Scheibe führte. Drehte er nun diese um 360°, so erfolgte keine Störung; drehte er sie aber nur um 180°, so trat an der Grenze zwischen Scheibe und Straße sofort eine Stockung ein, die erst dann wieder schwand, wenn die Scheibe um weitere 180°, also wieder in ihre ursprüngliche Lage gedreht wurde. Bethe erklärte dieses Phänomen damit, daß bei einer Drehung um 180° ungleiche Zeichen zusammenstoßen, nämlich + — $\overline{(- + - + - +)}$ + — usw.

Wasmann wiederholte diese „Drehscheibenversuche", die übrigens schon vor Bethe von Lubbock ausgeführt worden waren, und erzielte dabei ganz ähnliche Resultate wie Bethe. Jedoch entdeckte Wasmann in der Bethe-schen Auslegung dieses Experimentes einen Irrtum: auf der Straße, die über die Brücke führt, befindet sich nämlich nicht eine einzige Spur (etwa eine „Hinspur"), sondern stets Hin- und Herspuren, die nach der Reflex-theorie sogar unbedingt scharf voneinander getrennt sein müßten. Den Tat-sachen mehr entsprechend wäre also vor der Drehung folgendes Bild:



Drehen wir nun die Scheibe um 180°, so ergibt sich in der Polarität durch-aus keine Veränderung, wie folgendes Schema zeigt:



Wasmann schließt daraus, daß es nicht eine Polarisation der chemi-schen Stoffteilchen sein kann, welche den Ameisen die Richtung angibt, sondern glaubt in folgender Weise die Sache einfacher erklären zu können: Wir wissen durch Forel, daß die Ameisen vermittelst ihrer beweglichen Nasen (Fühler) nicht nur die chemische Beschaffenheit der berührten Objekte, sondern auch die Form derselben wahrnehmen. Die Ameisen vermögen demnach runde Gerüche von länglichen, dreieckigen usw. zu unterscheiden. Es ist ferner ohne weiteres

zuzugeben, daß die von den Ameisen hinterlassene Fährte eine bestimmte Form hat, welche für eine hinführende und für eine rückführende eine verschiedene sein muß, weil die Stellung der Füße in beiden Fällen eine entgegengesetzte ist. Dies genügt, daß die Ameisen vermittelst ihres topochemischen Geruchssinnes die Richtung der Spuren erkennen.

Damit ist aber den Ameisen noch nicht viel gedient, denn sie wissen ja damit immer noch nicht, welche Spuren zum Nest hin- und welche vom Nest fortführen. Wir müssen daher außer der Geruchsform der Spuren einen spezifischen, quantitativ oder qualitativ verschiedenen Geruch für die Hin- und Herspuren annehmen; dann erst sind die Ameisen imstande, an den hinterlassenen Spuren die Richtungen zum Nest von der entgegengesetzten zu unterscheiden. Worin die Verschiedenheit besteht, darüber können wir nur Vermutungen anstellen; die nächstliegende ist wohl die, daß die Füße der vom Nest ausziehenden Ameisen einen weit stärkeren Nestgeruch hinterlassen als diejenigen der von den Blattläusen usw. heimkehrenden, welche wahrscheinlich außerdem eine nach Blattlaushonig usw. riechende Fährte hinterlassen.

Vergleichen wir die Bethesche Erklärung mit der Wasmannschen, so sehen wir die beiden im Grunde doch übereinstimmen: denn beide nehmen an, daß die Spuren in der einen Richtung anders beschaffen sein müssen als in der anderen; Bethe nennt diese Eigentümlichkeit „Polarität", Wasmann „verschiedene Geruchsform". Und beide nehmen an, daß zu dieser Eigenschaft noch Verschiedenheit des Geruches hinzukommen muß.

Der Unterschied in der Auffassung der beiden bezüglich des Richtungsproblems liegt auf einem anderen Gebiet, nämlich darin, daß nach Bethe gemäß der Reflextheorie die verschiedenen Spuren lediglich als adäquater physiologischer Reiz für die Auslösung des Hin- oder Herlaufreflexes dienen, und also die Ameisen maschinenmäßig zwingen nur diese oder jene Richtung zu laufen, während nach Wasmann die Ameisen die verschiedenen Geruchsformen und Qualitäten wirklich wahrnehmen, und es in der Hand haben, je nach den Umständen von dieser Wahrnehmung Gebrauch zu machen oder nicht, also die gemachten Wahrnehmungen zu neuen Assoziationen zu verarbeiten, dieselben im Gedächtnis zu behalten usw.

Jeder, der das Ameisenleben etwas kennt und über die Tatsachen nachdenkt, wird die Wasmannsche Anschauung hierüber ohne weiteres unterschreiben. Beweise dafür zu erbringen, glaube ich mir schenken zu können. Dagegen sei darauf hingewiesen, daß die Reflextheorie nirgends in so viele und unlösbare Widersprüche gerät, als gerade bei dem Richtungsproblem. Ich führe hier nur zwei der eklatantesten an, erstens: es wäre eine notwendige Konsequenz der Reflextheorie, daß eine Ameise, die zum erstenmal einen neuen Weg gegangen ist, ihre eigene Fährte nicht als Rückweg benutzen könnte. Dies widerspricht aber durchaus den Tatsachen. Bethe selbst hat ja konstatiert, daß die Ameisen den Hinweg auch als Rückweg benutzen. Zweitens, nach der Reflextheorie wird der Aufbruch einer Ameise (sowohl vom Nest fort als auch zum Nest hin) durch einen bestimmten äußeren Reiz ausgelöst, den Bethe in der Belastung bzw. Nichtbelastung gefunden zu haben glaubt. „Belastung löst reflektorisch den Gang zum Nest

hin, Mangel an Belastung den Gang vom Nest fort aus." Nun weiß aber jeder, der nur einigermaßen die Ameisen beobachtet hat, daß einerseits eine große Anzahl Ameisen von ihren Ausgängen mit leeren Händen und leerem Kropf nach Hause kommt, andererseits aber auch viele Ameisen mit Leichen, Puppenhüllen usw. belastet das Nest verlassen! — Zwei so offenkundige Widersprüche mit den alltäglichsten Erscheinungen wie diese dürften vollauf genügen, die Haltlosigkeit der Reflextheorie darzutun.

Damit wollen wir von der Frage: Wie finden die Ameisen ihren Weg? Abschied nehmen. Es ist nicht zu leugnen, daß wir durch die Anwendung der exakten experimentellen Methode, wie sie vor allem durch Forel, Lubbock, Wasmann, Bethe und Miß Fielde angewendet wurde, eine Reihe wertvoller Aufschlüsse über das Orientierungsproblem erhalten haben. Andererseits aber müssen wir auch zugestehen, daß wir von einer endgültigen Lösung der gestellten Frage noch sehr weit entfernt sind. Die Orientierung geschieht eben nicht bei allen Arten nach demselben Prinzip, sondern die einzelnen Arten verhalten sich, worauf wir oben hingewiesen, selbst bezüglich der in Verwendung kommenden Sinnesorgane (Augen und Fühler) mitunter sehr verschieden. Mehr wie auf anderen Gebieten hat man sich daher gerade hier vor Verallgemeinerungen zu hüten. Die Untersuchungen dürfen sich nicht auf einige wenige Arten beschränken, sondern müssen auf möglichst viele und verschiedenartige Formen ausgedehnt werden.

Besitzen die Ameisen Mitteilungsvermögen?

Diese Frage ist entschieden zu bejahen. Alle Forscher — mit Ausnahme des Reflextheoretikers Bethe — sind darüber einig. Wenn wir aber von gegenseitigen Mitteilungen der Ameisen reden oder von einer „Ameisensprache", so dürfen wir dieselbe natürlich nicht mit der menschlichen Sprache vergleichen, sondern müssen im Auge behalten, daß es sich nur um eine instinktive Zeichensprache, analog der sogenannten Laut- und Gestensprache mancher niederer und höherer Tiere, handeln kann. „Wie bei jener einem bestimmten Gefühlszustand des Tieres ein bestimmter Laut, sei es nun ein Schrei- oder Zirplaut entspricht, durch den es diesen Zustand instinktiv äußert und dadurch auch zur Gehörswahrnehmung von anderen Tieren seinesgleichen bringt (Paarungs-, Warnungs- usw. -laut), so dienen bei den Ameisen bestimmte Fühlerschläge zur Unterstützung der sozialen Instinkte, um den subjektiven Gefühlszustand der betreffenden Individuen auf andere ihresgleichen zu übertragen" (Wasmann, 1899).

Daß das Hauptverständigungsorgan die Fühler sind, hat schon Huber erkannt, der deshalb von einer „language antennal" („Fühlersprache") redet. Forel, Lubbock, Wasmann u. a. kamen durch Versuche und Beobachtungen zu demselben Resultat. Man braucht nur einen Blick auf eine begangene Ameisenstraße zu werfen, um des öfteren zwei sich begegnende Ameisen ihre Fühler kreuzen zu sehen. Was sie sich bei diesem Fühlerverkehr mitteilen, ist uns natürlich unzugänglich; es liegt jedoch sehr nahe, anzunehmen, daß die heimkehrende Ameise ihre auf der Exkursion gemachten Erfahrungen der Aus-

ziehenden kundtut (ob sie was gefunden oder nicht usw.). Wenn dieses „Kundtun" auch lediglich darin bestehen sollte, daß die am Fühler der Heimkehrenden haftenden Geruchsstoffe (Honig, Fleisch usw.) auf die Fühler der Ausziehenden mechanisch übertragen werden, so liegt doch jedenfalls dem Bestreben, diese Übertragung überhaupt herbeizuführen, ein psychisches Element zugrunde.

Die Fühlersprache der Ameisen ist ziemlich „wortreich" und steht der Lautsprache der Vögel wohl nur wenig nach. Wasmann hat ein förmliches „Wörterbuch der Fühlersprache", d. h. eine Übersicht über die mannigfaltige biologische Bedeutung, welche die Fühlerschläge als Mittel der instinktiven Zeichensprache besitzen, zusammengestellt; einiges daraus sei hier erwähnt:

a) Fühlerschläge bewirken vor allem die Anregung des Nachahmungstriebes, durch den das Zusammenwirken der verschiedenen Individuen einer Kolonie ermöglicht wird.

b) Durch Fühlerschläge wird die Aufforderung zur Fütterung gewöhnlich eingeleitet, indem die bettelnde Ameise den Kopf der anderen leise schlägt und streichelt..

c) Durch Fühlerschläge wird die Aufforderung zum Nestwechsel eingeleitet, indem die eine Ameise den Kopf der anderen mit den Fühlern schlägt und dann in der betreffenden Richtung sich entfernt.

d) Durch Fühlerschläge gibt eine Ameise anderen oft die Anregung, ihr zu folgen, wenn sie etwas gefunden hat (Futter usw.).

e) Durch heftige Fühlerschläge gibt eine Ameise ihren Gefährtinnen die Anregung zum Angriff, oder aber auch zur Flucht.

f) Durch Fühlerschläge sucht eine Ameise nicht selten eine ihrer Gefährtinnen vor einer Gefahr zu warnen, die von einer bestimmten, von ihr bemerkten Richtung herkommt.

g) Durch leise andauernde Fühlerschläge sucht eine Ameise manchmal eine in heftiger Aufregung befindliche Gefährtin zu beschwichtigen.

h) Durch Fühlerschläge wird insbesondere bei den Raubameisen (Polyergus, Form. sanguinea usw.) die Anregung zum Aufbruch der Expedition gegeben, und auch die Richtung des Zuges bestimmt, indem jene Ameisen, welche den richtigen Weg gefunden, die anderen durch Fühlerschläge anregen, ihnen zu folgen usw. usw.

Die Verschiedenheit der Zeichen beruht vor allem auf der Art der Fühlerschläge, ob heftig, ob leise, ob in langen oder in kurzen Intervallen usw., und ferner darauf, wohin die Schläge versetzt werden (ob auf die Stirne, oder die Seiten des Kopfes oder nur gegen die Fühler). Wahrscheinlich spielen auch verschiedene Geruchsstoffe, die an den Fühlern haften, eine Rolle bei der gegenseitigen Verständigung. Die Unterschiede der Zeichen sind — wenigstens für unsere Sinne — nur sehr gering, dennoch aber können wir es durch lange und genaue Beobachtung des Ameisenlebens so weit bringen, die Fühlersprache der Ameisen einigermaßen zu verstehen. — Bei dem beschränkten Raum ist es mir versagt, jeden der unter a) bis h) angeführten Fälle mit einem konkreten Beispiel zu belegen. Außerdem haben wir ja im Verlauf dieses Buches schon genügend Gelegenheit gehabt, das Mitteilungs-

vermögen der Ameisen zu illustrieren, ich verweise in dieser Beziehung vor allem auf die Kapitel V bis VIII.

Von den vielen Versuchen, die Forel, Lubbock, Wasmann usw. speziell im Hinblick auf das Mitteilungsvermögen der Ameisen angestellt haben, sei nur einiges kurz erwähnt: Lubbock experimentierte in der Weise, daß er tote Insekten (Fliegen usw.) und Spinnen in einiger Entfernung vom Nest auf einem Kork feststeckte und dieselben von einer einzelnen Ameise entdecken ließ. Nachdem diese sich eine zeitlang vergeblich bemüht hatte, die Beute heimzuschleppen, kehrte sie gewöhnlich mit „leeren Händen" in ihr Nest zurück, bald darauf aber kam sie mit einer größeren Anzahl Genossen wieder hervor, die ihr — wenn auch nur sehr langsam und gemächlich — folgten und das Beutetier stückweise wegtrugen. Da Lubbock dieses Experiment mehrfach anstellte und mit verschiedenen Ameisen (Atta testaceopilosa, Pheidole megalocephala, Formica fusca), so kann man wohl schwerlich den Einwand der Zufälligkeit gegen das Resultat erheben. Lubbock schließt denn auch daraus, daß die Ameisen etwas der Sprache ähnliches besitzen. „Man kann unmöglich daran zweifeln, daß die Freunde von der ersten Ameise wirklich herangeholt wurden [1])". Wenn wir auch — wie Bethe will — annehmen, daß der Fliegen- oder Spinnengeruch, der an der ersten Ameise sich festgesetzt, die Genossen angezogen und aus dem Neste gelockt hat (reflektorisch), so vermag es die Reflextheorie doch nie und nimmer zu erklären, wie denn die erste Ameise überhaupt dazu kommt, mit leeren Händen in das Nest zurückzukehren.

Auch Wasmann kam bei seinen Beobachtungen und Experimenten zu denselben Resultaten wie Lubbock. So sah er einmal, wie eine Waldameise (Formica rufa), welche allein zwei Lomechusen nicht fortzutragen und in ihr Nest zu schaffen vermochte, fünf ihrer Gefährtinnen durch Fühlerschläge herbeiholte; diese folgten der ersten Ameise, suchten mit ihren Fühlern tastend die Käfer auf und bewerkstelligten dann den Transport derselben. — Noch drastischer verlief folgender Versuch, der mit einer gemischten Sanguinea + rufibarbis + fusca-Kolonie in einem Wasmannschen Nest (s. Einleitung S. 6) angestellt wurde: Es wurden in das „Abfallnest" eine Anzahl ♀-Kokons von F. fusca und rufibarbis gelegt, zu einer Zeit, in der sich keine Ameise in diesem Nestteil befand. Noch nach $1^1/_2$ Stunden hatten die sanguinea und ihre Sklaven nichts von den Kokons bemerkt. Wasmann setzte nun eine sanguinea in das Abfallnest zu den Kokons. Diese lief nach kurzer Zeit ins Nest zurück, zuerst ins „Oberneſt" und von dort unmittelbar ohne Aufenthalt durch das Vornest in das Hauptnest, in welchem sie verschwand. Kaum 10 Sekunden später kam eine ganze Flut von sanguinea aus dem „Hauptnest" in das „Vordernest" gelaufen; von dort gings direkt in das „Oberneſt" und dann nach einem Zögern von nur wenig Sekunden in das „Abfallnest" hinab; sofort begann der Transport der Kokons, der den ganzen Nachmittag hindurch währte.

[1]) Wie angesichts dieser Resultate und Schlußfolgerungen Bethe sagen kann: „Aus den vielen Versuchen, die Lubbock zur Prüfung des Mitteilungsvermögens angestellt, geht hervor, daß etwas Derartiges nicht existiert" — ist vollkommen unbegreiflich!

Nur ein Hyperskeptiker wird daran zweifeln, daß dieser plötzliche Massenaufbruch der sanguinea durch die eine von den Kokons zurückgekehrte Ameise veranlaßt worden ist, und daß diese letztere lediglich deshalb zum Hauptnest zurückgelaufen ist, um ihre Genossen von dem Funde zu benachrichtigen bzw. ihre Erregung darüber auf ihre Genossen zu übertragen. Es sei aber nochmals betont, daß wir weit entfernt sind, den Ameisen dabei etwa eine aus Vernunftgründen, logischen Schlüssen usw. aufgebaute Absicht zuzuschreiben, sondern daß wir das Zurücklaufen und Benachrichtigen der Genossen in der Hauptsache auf einen instinktiven Trieb zurückführen — auf den Trieb, die eigenen Gefühlszustände und Bewegungsimpulse auf andere Individuen der Gesellschaft zu übertragen[1]).

Die gegenseitige Verständigung geschieht übrigens nicht allein durch die Fühlersprache, sondern mitunter wenden die Ameisen noch andere Mittel an. Wenn sie recht deutlich werden wollen, so schlagen sie mit ihrem Kopf gegen die Brust ihres Genossen (Huber). Bei der Aufforderung zur Fütterung werden meist außer den Fühlern auch die Vorderbeine benutzt, mit denen sie die Seiten des Kopfes der Fütternden bearbeiten; durch eifriges Belecken der Mundgegend wird ferner die Aufforderung noch nachdrücklicher gemacht. Wenn Warnrufe mit den Fühlern nichts nutzen, so wenden die Warnenden Gewalt an und ziehen ihre Genossen an den Beinen usw. von der gefährlichen Stelle ab. Wir haben ferner oben (Kap. VI, 2) gesehen, daß manche Ameisen (Camponotus-Arten) bei herannahender Gefahr mit ihrem Abdomen und ihren Köpfen auf den Boden oder die Wände des Nestes schlagen und dadurch ein deutlich hörbares Geräusch erzeugen. Es ist höchstwahrscheinlich, daß es sich hier um Alarmsignale handelt.

Nach alledem, was wir bis jetzt gehört haben, steht das Mitteilungsvermögen der Ameisen außer Zweifel. Die Ameisensprache ist sogar ziemlich wortreich; in erster Linie beruht dieselbe auf Zeichen, welche mit den Fühlern gegeben werden. Die Lautsprache tritt dagegen ganz in den Hintergrund und ist nur bei wenigen Ameisen beobachtet.

Besitzen die Ameisen ein formelles Schlußvermögen?

Wenn wir uns die letztgenannten Versuche Lubboks und Wasmanns vergegenwärtigen, so möchte man fast glauben, das Zurücklaufen der einen Ameise und das Holen von Hilfe konnte nur auf Grund von richtiger Überlegung, auf Grund von logischen Schlüssen geschehen. Wir brauchen jedoch nicht zu den höchsten Neurokymtätigkeiten zu greifen, um diese Fälle zu erklären, sondern wir kommen auch hier recht wohl damit aus, daß wir den Ameisen ein sinnliches Gedächtnis zuschreiben, und ferner die Fähigkeit, die durch die verschiedenen Sinne empfangenen Bilder (Engramme) zu neuen

[1]) Ich stehe nicht an, diesen Trieb als einen der wichtigsten sozialen Triebe anzusprechen, ohne den ein größeres Gesellschaftsleben gar nicht denkbar wäre. Zweifellos hat, was nebenbei bemerkt sei, dieser soziale Grundtrieb seine Wurzel in dem Sexualtrieb. (Vgl. auch: Forel, Die sexuelle Frage. München 1905.)

Assoziationen zu verbinden. Die Ameisen haben auf ihren Forageexpeditionen dutzendmale die Erfahrung gemacht, daß das Einschleppen einer schweren Beute viel leichter zu mehreren geschieht als allein. Wenn nämlich eine einzelne Ameise auf einer bevölkerten Ameisenstraße sich mit Tragen eines zu großen Gegenstandes abmüht, so dauert es selten lange, daß sich derselben eine ganze Anzahl Genossen, die eben des Weges kommen, zugesellen (Nachahmungstrieb), und nun gemeinsam Hand an die schwere Last legen. Wenn sie auch anfänglich vielleicht sich entgegenarbeiten, so arbeiten sie doch schon nach kurzer Zeit gleichsinnig. Diese Erfahrung wird im Gedächtnis aufgespeichert, und tritt nun der Fall ein, daß eine Ameise (wie bei obigen Versuchen) allein außerhalb des Nestes sich befindet, und nun eine schwer zu bewältigende Beute antrifft, so wird in dieser Ameise sofort die assoziierte Vorstellung helfender Nestgenossen wach werden. Mit dieser Vorstellung verbindet sich die des Nestes, wodurch der Impuls zum Zurücklaufen gegeben ist (C. Schaeffer). — Ein Abstraktionsvermögen ist also dabei durchaus nicht nötig, ebensowenig eine wirkliche Einsicht in die Beziehungen zwischen Mittel und Zweck, sondern auch ohne eine solche, lediglich auf Grund eines sinnlichen Assoziationsvermögens lassen sich diese fraglichen Vorgänge ungezwungen erklären.

Wenn ich einen Hund mit einem Stein werfe, so schreit derselbe infolge des empfundenen Schmerzes und läuft weg. Wenn ich nun demselben Hunde gegenüber ein zweitesmal mich nur bücke, so genügt dies, die Fluchtbewegung auszulösen (zu ekphorisieren nach Semon, Die Mneme, Leipzig 1905). Die zweite Fluchtbewegung ist kein Reflex im Sinne Bethes, denn die Reaktion ist ja nicht angeboren. Einem jungen Hunde, der noch nie die schlechte Erfahrung mit dem Stein gemacht, wird es nicht einfallen, auf das bloße Bücken meinerseits sofort die Flucht zu ergreifen. Auch hier fehlt eine wirkliche Einsicht in die Beziehungen zwischen Mittel und Zweck, vielmehr hat sich der Gefühlseindruck (Schmerz) mit dem Gesichtseindruck (Bücken) lediglich zu einer neuen Assoziation verbunden, so daß die Wiederholung des letzteren genügt, ersteren auszulösen.

Derartige Verbindungen der verschiedenen Sinneseindrücke zu neuen Assoziationen sind es, die den Schlüssel der Ameisenpsychologie liefern. Damit kommen wir überall aus, und mag es mitunter auch noch so sehr den Anschein haben, daß die Ameisen in bewußter Absicht handeln, daß sie logische Schlüsse ziehen usw., so zeigt die kritische Analyse solcher Vorgänge doch stets, daß den Ameisen die höchsten geistigen Fähigkeiten vollkommen abgehen.

Alle Versuche, die in dieser Hinsicht von Lubbock, Wasmann, Bethe ausgeführt wurden, fielen völlig negativ aus. Bethe z. B. schraubte eine mit Honig auf einer Ameisenstraße liegende Scheibe, die von den Ameisen fleißig besucht wurde, ganz langsam im Verlaufe von mehreren Wochen höher, bis sie endlich so hoch lag, daß die Ameisen nicht mehr hinaufgelangen konnten. Es liefen daraufhin zunächst immer noch viele auf der Straße herum und richteten sich auf die Hinterbeine, natürlich aber ohne Erfolg. „Man hätte bei diesem allmählichen Höherhängen des Brotkorbes erwarten sollen,

daß die Ameisen, wenn sie imstande wären, den einfachen Schluß zu ziehen: der Boden muß erhöht werden — einige Sandkörner aufgetürmt hätten." Sie taten dies aber nicht, trotzdem sie doch sonst (bei den Nestbauten) mit großer Schnelligkeit hohe Erdwälle aufzuführen imstande sind. Solche und ähnliche Versuche wurden noch mehrfach ausgeführt (Lubbock, Wasmann u. a.), und zwar alle mit dem gleichen Erfolg!

Besonders lehrreich ist der Uhrschalenversuch Wasmanns, der oben, Kap. VI, 1, bereits beschrieben ist. Er sei hier nochmals kurz angeführt: Wasmann stellte neben ein F. sanguinea-Nest eine Uhrschale mit Wasser, in deren Mitte sich eine Insel mit Puppen befand. Die Ameisen bauten eine Brücke zur Insel, indem sie Sand in die Uhrschale warfen, und holten dann die Puppen herüber! Ist das nicht ein schlagender Beweis für eine hohe Ameisenintelligenz, für ein formelles Schlußvermögen usw.? Ein Kontrollversuch belehrt uns eines anderen: Wasmann stellte nämlich später eine Uhrschale mit Wasser ohne Inseln und ohne Puppen hin — und die Ameisen benahmen sich genau ebenso, d. h. sie warfen auch diesmal Sand ins Wasser und legten den See trocken! Hätten wir aus dem ersten Versuche geschlossen: die Ameisen warfen den Sand ins Wasser in der (bewußten) Absicht, zu den Puppen zu gelangen, so hätten wir einen groben Fehlschluß gemacht. Denn sie folgten bei diesem Vorgehen lediglich ihrem Reinlichkeitstrieb, der sie alle unangenehmen Dinge in ihrem Nestbezirk, welche nicht fortgeschafft werden können, mit Sand usw. bedecken läßt (vgl. Kap. VI, 1). Dieser große Reinlichkeitstrieb ist es, auf welchem alle die vielen „Brückenbauten" über Leimringe usw., welche von jeher mit Vorliebe als Beweis für das logische Denken der Ameisen selbst von ernsten Forschern (z. B. Leukart) vorgebracht wurden, beruhen. Der Wasmannsche Versuch führt uns so recht deutlich vor Augen, wie vorsichtig man bei der Auslegung einzelner herausgerissener Beobachtungen sein muß, besonders bei Tieren, welche in ihrer Organisation so weit von uns verschieden sind.

Von Seiten der Anthropomorphisten wurde häufig die Pflege von Blattläusen und anderen Gästen als Beweis für die Ameisenintelligenz herangezogen. Nach William Marshall soll diese Erscheinung sogar mehr als alles andere dartun, eine wie hohe Stufe der Intelligenz die Ameisen erlangt haben. „Wir müssen ihnen eine bedeutende Beobachtungsgabe zuerkennen und gestehen, daß sie die Lebensweise ihrer Haustiere bis zu einem gewissen Grade studieren."

Hätte Marshall die Ameisen nur besser studiert, so hätte er unmöglich eine solche Behauptung aufstellen können. Nach Wasmann behandeln künstliche Autodidaktenkolonien, die aus ganz jungen, eben nach dem Ausschlüpfen aus dem Nest genommenen Arbeiterinnen gebildet werden, vorgesetzte Blattlauseier vollkommen richtig genau ebenso wie alte Kolonien, obwohl sie doch keine Spur von Erfahrungskenntnis über Blattlausentwickelung besitzen konnten. Und ferner: wie schlecht müssen doch die Arbeiter der Formica sanguinea die Lebensweise der so häufig bei ihnen hausenden Lomechusa „studiert" und „beobachtet" haben, da sie in den vielen tausend Jahren immer noch nicht herausgebracht haben, daß dieser Gast ihr größter Feind

ist (der sogar die Existenz ihrer ganzen Kolonie gefährdet) und sie immer noch die Larven dieses Vampyrs lustig weiterpflegen. Man könnte in diesem Falle vielleicht einwenden, daß das Exsudat der Lomechusa den Ameisen einen solch hohen Genuß bereite, daß sie ihm zuliebe sogar das Wohl ihrer Familie vergessen, wie ja auch viele Menschen durch ihre Sucht nach Genüssen (Alkoholismus, Erotismus) ihre Familie ins Unglück stürzen und zugrunde richten.

Bei anderen, mit Lomechusa verwandten Gästen, den Atemeles-Arten, ist aber auch dieser Einwand hinfällig. Denn die Atemeles verlassen, sobald sie entwickelt sind, das Nest ihrer Pflegerinnen (Formica), um sich zu anderen Ameisen (verschiedenen Myrmica-Arten) zu begeben und bei diesen den größten Teil ihres Lebens zuzubringen. Erst im nächsten Frühjahr, zur Paarungszeit, finden sie sich wieder in den Formica-Kolonien ein, wo sie ihre Brut auf Kosten der Ameisenbrut aufziehen lassen. „Für wen pflegen also jene Formica eigentlich die Brut von Atemeles? Nicht für sich, sondern für Myrmica . . . ". Nicht nur, daß sie vom Exsudat nichts abbekommen, „haben sie nur den großen Schaden, welchen die Kuckucksbrut durch Auffressen der Ameiseneier und -larven ihnen zufügt" (Wasmann).

Hätten die Ameisen nur eine Spur von Intelligenz, von einer wirklichen Einsicht in die Beziehungen zwischen Mittel und Zweck, so würde es ihnen doch nie und nimmer einfallen, die Atemeles bei sich aufzunehmen und deren Brut zu pflegen.

Solcher Beweise bietet das Leben der Ameisen eine Menge, und wollten wir unseren Tierchen gar einen so hohen Grad von Intelligenz zuschreiben wie Marshall, der sie exakte biologische Forschungen ausführen läßt, so würde die Ameisenbiologie zu einem Kapitel unlösbarer Widersprüche! Wir müßten uns dann weit mehr über das wundern, was die Ameisen nicht vermögen, als über das, was sie vermögen.

* * *

Fassen wir das Resultat unserer flüchtigen psychologischen Skizze kurz zusammen, so ergibt sich folgendes: Die Ameisen sind keine Miniaturmenschen; denn eine menschliche, auf Abstraktions- und formellen Schlußvermögen beruhende Überlegung fehlt ihnen vollkommen. Anatomisch drückt sich dieser Mangel unzweideutig in der Kleinheit des Ameisengroßhirns gegenüber der mächtigen Entfaltung des menschlichen Großhirns aus. Die Ameisen sind andererseits aber auch keine Reflexautomaten; denn sie besitzen nachweisbar ein nicht geringes Modifikationsvermögen. Die Ameisen sind vielmehr mit psychischen Qualitäten reichlich ausgestattete Wesen, bei denen man Gedächtnis, Assoziationen von Sinnesbildern, Wahrnehmungen, Benutzung von individuellen (sinnlichen) Erfahrungen, und somit deutliche, wenn auch geringe individuelle plastische Anpassungen nachweisen kann[1]).

[1]) Zu ungefähr den gleichen Ergebnissen ist von Buttel-Reepen bezüglich der psychischen Fähigkeiten der Bienen gelangt.

Die höchste psychische Plastizität kommt den Arbeitern zu, bedeutend geringer ist sie bei den Weibchen, um bei den Männchen fast auf Null herabzusinken. Diesem Unterschiede der geistigen Fähigkeiten bei den drei Ständen entspricht die verschiedene Ausbildung des Großhirns, wie im ersten Kapitel des näheren ausgeführt ist (vgl. Fig. 16, S. 29).

Aber trotz der gewaltigen Verschiedenheiten zwischen Ameisen und Menschen (sowohl bezüglich der Körperorganisation als auch der psychischen Qualitäten) sind jene „in ihrer sozialen Biologie und Psychologie ein höchst wertvolles und interessantes Vergleichsobjekt der lebenden Naturwelt, sowohl für die sozialen Verhältnisse des Menschen, wie für die menschliche Psychologie überhaupt. Sie beweisen, wie die ewigen göttlichen Naturpotenzen, sowohl die der Lebewesen als deren Relationen untereinander, gleiche oder ähnliche Erscheinungen auf ganz verschiedenen Wegen produzieren. Sind doch Sklaverei, Viehzucht und Gartenbau von den Ameisen getrieben worden, lange bevor es Menschen auf der Erde gab. Die Ameisen haben aber diese Künste höchst wahrscheinlich auf dem Wege der Zuchtwahl automatisch im Laufe unzähliger Generationen mit Hilfe ererbter Kombinationen erworben, ohne daß je eine Ameise individuell die Zweckmäßigkeit der Sache überschaut hätte. Der Mensch dagegen erfindet individuell, mit Hilfe der unzähligen plastischen Reizkombinationen seines mächtigen Gehirns, und zwar erfindet er sehr oft individuell Dinge, die schon längst vor ihm von anderen Naturkräften oder Lebewesen zustande gebracht worden waren. In den Sprüchen Salomonis 6, 6 u. ff. heißt es: „Gehe hin zur Ameise, du Fauler, siehe ihre Weise an und lerne, ob sie wohl keinen Fürsten, noch Hauptmann, noch Herrn hat, bereitet sie doch ihr Brot im Sommer und sammelt ihre Speise in der Ernte". Man kann dem noch hinzufügen: Sie gibt dem Menschen die sozialen Lehren der Arbeit, der Eintracht, des Mutes, der Aufopferung und des Gemeinsinnes." (Forel, Die Ameise, 1898.)

Literatur.

Bethe, Albrecht, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? In: Arch. f. d. ges. Physiologie 70 (1898).

Bethe, Albrecht, Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen. In: Ebenda 79 (1900).

Bethe, Albrecht, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen, zum Teil nach neuen Versuchen. In: Biol. Zentralbl. 22 (1902).

Büchner, Ludw., Aus dem Geistesleben der Tiere. Berlin 1876.

Buttel-Reepen, H. v., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900.

Buttel-Reepen, H. v., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Zusatz 4. Leipzig 1903.

Cobelli, R., Il senso del gusto nel *Lasius emarginatus Oliv.* In: Verhandl. d. Zool. bot. Ges. Wien 52 (1902).

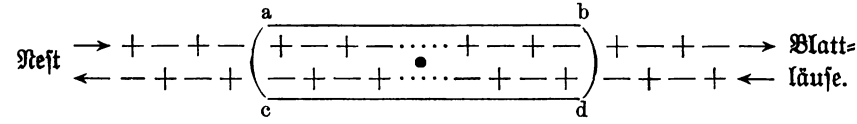
Cobelli, R., I veneni ed il *Lasius emarginatus Oliv.* In: Ebenda 1903.

Emery, C., Intelligenz und Instinkt der Tiere. In: Biol. Zentralbl. 13 (1893).

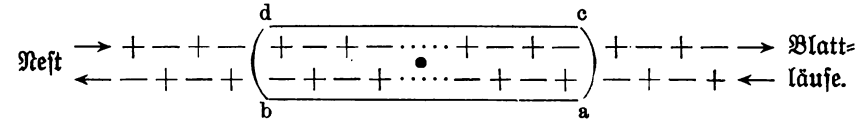
Escherich, K., Ameisenpsychologie. In: Beil. d. Allgem. Ztg. München 1899, Nr. 100.

Was ist es nun, das den Ameisen die Richtung anzeigt? Nehmen wir als gegeben an, daß sie sich nach den hinterlassenen Geruchsspuren orientieren, so müssen wir weiter folgern, daß sie die „Hinspuren" von den „Herspuren" unterscheiden können. Lediglich zwei verschiedene chemische Stoffe für die „Hin-" und „Herspuren" anzunehmen, genügt jedoch nicht: denn dadurch würde ja die Richtung nicht angegeben sein. „Es muß also noch etwas hinzukommen, das angibt: in dieser Richtung gehts zum Nest, in jener gehts vom Nest fort." Bethe nennt dieses Etwas „Polarisation", d. h. er nimmt an, daß die Spur in der einen Richtung anders beschaffen ist als in der anderen. Zu dieser Annahme wurde er vor allem durch seine interessanten „Drehscheibenversuche" geführt. Drücken wir die Polarität durch die Zeichen + — aus, so ergibt eine in einer Richtung führende Spur lauter + — $\overline{(+ - + - + -)}$ + —. Bethe legte nun eine Ameisenstraße so an, daß ein Teil davon über eine drehbare Scheibe führte. Drehte er nun diese um 360°, so erfolgte keine Störung; drehte er sie aber nur um 180°, so trat an der Grenze zwischen Scheibe und Straße sofort eine Stockung ein, die erst dann wieder schwand, wenn die Scheibe um weitere 180°, also wieder in ihre ursprüngliche Lage gedreht wurde. Bethe erklärte dieses Phänomen damit, daß bei einer Drehung um 180° ungleiche Zeichen zusammenstoßen, nämlich + — $\overline{(- + - + - +)}$ + — usw.

Wasmann wiederholte diese „Drehscheibenversuche", die übrigens schon vor Bethe von Lubbock ausgeführt worden waren, und erzielte dabei ganz ähnliche Resultate wie Bethe. Jedoch entdeckte Wasmann in der Bethe-schen Auslegung dieses Experimentes einen Irrtum: auf der Straße, die über die Brücke führt, befindet sich nämlich nicht eine einzige Spur (etwa eine „Hinspur"), sondern stets Hin- und Herspuren, die nach der Reflex-theorie sogar unbedingt scharf voneinander getrennt sein müßten. Den Tat-sachen mehr entsprechend wäre also vor der Drehung folgendes Bild:



Drehen wir nun die Scheibe um 180°, so ergibt sich in der Polarität durch-aus keine Veränderung, wie folgendes Schema zeigt:



Wasmann schließt daraus, daß es nicht eine Polarisation der chemi-schen Stoffteilchen sein kann, welche den Ameisen die Richtung angibt, sondern glaubt in folgender Weise die Sache einfacher erklären zu können: Wir wissen durch Forel, daß die Ameisen vermittelst ihrer beweglichen Nasen (Fühler) nicht nur die chemische Beschaffenheit der berührten Objekte, sondern auch die Form derselben wahrnehmen. Die Ameisen vermögen demnach runde Gerüche von länglichen, dreieckigen usw. zu unterscheiden. Es ist ferner ohne weiteres

zuzugeben, daß die von den Ameisen hinterlassene Fährte eine bestimmte Form hat, welche für eine hinführende und für eine rückführende eine verschiedene sein muß, weil die Stellung der Füße in beiden Fällen eine entgegengesetzte ist. Dies genügt, daß die Ameisen vermittelst ihres topochemischen Geruchssinnes die Richtung der Spuren erkennen.

Damit ist aber den Ameisen noch nicht viel gedient, denn sie wissen ja damit immer noch nicht, welche Spuren zum Nest hin- und welche vom Nest fortführen. Wir müssen daher außer der Geruchsform der Spuren einen spezifischen, quantitativ oder qualitativ verschiedenen Geruch für die Hin- und Herspuren annehmen; dann erst sind die Ameisen imstande, an den hinterlassenen Spuren die Richtungen zum Nest von der entgegengesetzten zu unterscheiden. Worin die Verschiedenheit besteht, darüber können wir nur Vermutungen anstellen; die nächstliegende ist wohl die, daß die Füße der vom Nest ausziehenden Ameisen einen weit stärkeren Nestgeruch hinterlassen als diejenigen der von den Blattläusen usw. heimkehrenden, welche wahrscheinlich außerdem eine nach Blattlaushonig usw. riechende Fährte hinterlassen.

Vergleichen wir die Bethesche Erklärung mit der Wasmannschen, so sehen wir die beiden im Grunde doch übereinstimmen: denn beide nehmen an, daß die Spuren in der einen Richtung anders beschaffen sein müssen als in der anderen; Bethe nennt diese Eigentümlichkeit „Polarität", Wasmann „verschiedene Geruchsform". Und beide nehmen an, daß zu dieser Eigenschaft noch Verschiedenheit des Geruches hinzukommen muß.

Der Unterschied in der Auffassung der beiden bezüglich des Richtungsproblems liegt auf einem anderen Gebiet, nämlich darin, daß nach Bethe gemäß der Reflextheorie die verschiedenen Spuren lediglich als adäquater physiologischer Reiz für die Auslösung des Hin- oder Herlaufreflexes dienen, und also die Ameisen maschinenmäßig zwingen nur diese oder jene Richtung zu laufen, während nach Wasmann die Ameisen die verschiedenen Geruchsformen und Qualitäten wirklich wahrnehmen, und es in der Hand haben, je nach den Umständen von dieser Wahrnehmung Gebrauch zu machen oder nicht, also die gemachten Wahrnehmungen zu neuen Assoziationen zu verarbeiten, dieselben im Gedächtnis zu behalten usw.

Jeder, der das Ameisenleben etwas kennt und über die Tatsachen nachdenkt, wird die Wasmannsche Anschauung hierüber ohne weiteres unterschreiben. Beweise dafür zu erbringen, glaube ich mir schenken zu können. Dagegen sei darauf hingewiesen, daß die Reflextheorie nirgends in so viele und unlösbare Widersprüche gerät, als gerade bei dem Richtungsproblem. Ich führe hier nur zwei der eklatantesten an, erstens: es wäre eine notwendige Konsequenz der Reflextheorie, daß eine Ameise, die zum erstenmal einen neuen Weg gegangen ist, ihre eigene Fährte nicht als Rückweg benutzen könnte. Dies widerspricht aber durchaus den Tatsachen. Bethe selbst hat ja konstatiert, daß die Ameisen den Hinweg auch als Rückweg benutzen. Zweitens, nach der Reflextheorie wird der Aufbruch einer Ameise (sowohl vom Nest fort als auch zum Nest hin) durch einen bestimmten äußeren Reiz ausgelöst, den Bethe in der Belastung bzw. Nichtbelastung gefunden zu haben glaubt. „Belastung löst reflektorisch den Gang zum Nest

hin, Mangel an Belastung den Gang vom Nest fort aus." Nun weiß aber jeder, der nur einigermaßen die Ameisen beobachtet hat, daß einerseits eine große Anzahl Ameisen von ihren Ausgängen mit leeren Händen und leerem Kropf nach Hause kommt, andererseits aber auch viele Ameisen mit Leichen, Puppenhüllen usw. belastet das Nest verlassen! — Zwei so offenkundige Widersprüche mit den alltäglichsten Erscheinungen wie diese dürften vollauf genügen, die Haltlosigkeit der Reflextheorie darzutun.

Damit wollen wir von der Frage: Wie finden die Ameisen ihren Weg? Abschied nehmen. Es ist nicht zu leugnen, daß wir durch die Anwendung der exakten experimentellen Methode, wie sie vor allem durch Forel, Lubbock, Wasmann, Bethe und Miß Fielde angewendet wurde, eine Reihe wertvoller Aufschlüsse über das Orientierungsproblem erhalten haben. Andererseits aber müssen wir auch zugestehen, daß wir von einer endgültigen Lösung der gestellten Frage noch sehr weit entfernt sind. Die Orientierung geschieht eben nicht bei allen Arten nach demselben Prinzip, sondern die einzelnen Arten verhalten sich, worauf wir oben hingewiesen, selbst bezüglich der in Verwendung kommenden Sinnesorgane (Augen und Fühler) mitunter sehr verschieden. Mehr wie auf anderen Gebieten hat man sich daher gerade hier vor Verallgemeinerungen zu hüten. Die Untersuchungen dürfen sich nicht auf einige wenige Arten beschränken, sondern müssen auf möglichst viele und verschiedenartige Formen ausgedehnt werden.

Besitzen die Ameisen Mitteilungsvermögen?

Diese Frage ist entschieden zu bejahen. Alle Forscher — mit Ausnahme des Reflextheoretikers Bethe — sind darüber einig. Wenn wir aber von gegenseitigen Mitteilungen der Ameisen reden oder von einer „Ameisensprache", so dürfen wir dieselbe natürlich nicht mit der menschlichen Sprache vergleichen, sondern müssen im Auge behalten, daß es sich nur um eine instinktive Zeichensprache, analog der sogenannten Laut- und Gestensprache mancher niederer und höherer Tiere, handeln kann. „Wie bei jener einem bestimmten Gefühlszustand des Tieres ein bestimmter Laut, sei es nun ein Schrei- oder Zirplaut entspricht, durch den es diesen Zustand instinktiv äußert und dadurch auch zur Gehörswahrnehmung von anderen Tieren seinesgleichen bringt (Paarungs-, Warnungs- usw. -laut), so dienen bei den Ameisen bestimmte Fühlerschläge zur Unterstützung der sozialen Instinkte, um den subjektiven Gefühlszustand der betreffenden Individuen auf andere ihresgleichen zu übertragen" (Wasmann, 1899).

Daß das Hauptverständigungsorgan die Fühler sind, hat schon Huber erkannt, der deshalb von einer „language antennal" („Fühlersprache") redet. Forel, Lubbock, Wasmann u. a. kamen durch Versuche und Beobachtungen zu demselben Resultat. Man braucht nur einen Blick auf eine begangene Ameisenstraße zu werfen, um des öfteren zwei sich begegnende Ameisen ihre Fühler kreuzen zu sehen. Was sie sich bei diesem Fühlerverkehr mitteilen, ist uns natürlich unzugänglich; es liegt jedoch sehr nahe, anzunehmen, daß die heimkehrende Ameise ihre auf der Exkursion gemachten Erfahrungen der Aus-

ziehenden kundtut (ob sie was gefunden oder nicht usw.). Wenn dieses „Kundtun" auch lediglich darin bestehen sollte, daß die am Fühler der Heimkehrenden haftenden Geruchsstoffe (Honig, Fleisch usw.) auf die Fühler der Ausziehenden mechanisch übertragen werden, so liegt doch jedenfalls dem Bestreben, diese Übertragung überhaupt herbeizuführen, ein psychisches Element zugrunde.

Die Fühlersprache der Ameisen ist ziemlich „wortreich" und steht der Lautsprache der Vögel wohl nur wenig nach. Wasmann hat ein förmliches „Wörterbuch der Fühlersprache", d. h. eine Übersicht über die mannigfaltige biologische Bedeutung, welche die Fühlerschläge als Mittel der instinktiven Zeichensprache besitzen, zusammengestellt; einiges daraus sei hier erwähnt:

a) Fühlerschläge bewirken vor allem die Anregung des Nachahmungstriebes, durch den das Zusammenwirken der verschiedenen Individuen einer Kolonie ermöglicht wird.

b) Durch Fühlerschläge wird die Aufforderung zur Fütterung gewöhnlich eingeleitet, indem die bettelnde Ameise den Kopf der anderen leise schlägt und streichelt..

c) Durch Fühlerschläge wird die Aufforderung zum Nestwechsel eingeleitet, indem die eine Ameise den Kopf der anderen mit den Fühlern schlägt und dann in der betreffenden Richtung sich entfernt.

d) Durch Fühlerschläge gibt eine Ameise anderen oft die Anregung, ihr zu folgen, wenn sie etwas gefunden hat (Futter usw.).

e) Durch heftige Fühlerschläge gibt eine Ameise ihren Gefährtinnen die Anregung zum Angriff, oder aber auch zur Flucht.

f) Durch Fühlerschläge sucht eine Ameise nicht selten eine ihrer Gefährtinnen vor einer Gefahr zu warnen, die von einer bestimmten, von ihr bemerkten Richtung herkommt.

g) Durch leise andauernde Fühlerschläge sucht eine Ameise manchmal eine in heftiger Aufregung befindliche Gefährtin zu beschwichtigen.

h) Durch Fühlerschläge wird insbesondere bei den Raubameisen (Polyergus, Form. sanguinea usw.) die Anregung zum Aufbruch der Expedition gegeben, und auch die Richtung des Zuges bestimmt, indem jene Ameisen, welche den richtigen Weg gefunden, die anderen durch Fühlerschläge anregen, ihnen zu folgen usw. usw.

Die Verschiedenheit der Zeichen beruht vor allem auf der Art der Fühlerschläge, ob heftig, ob leise, ob in langen oder in kurzen Intervallen usw., und ferner darauf, wohin die Schläge versetzt werden (ob auf die Stirne, oder die Seiten des Kopfes oder nur gegen die Fühler). Wahrscheinlich spielen auch verschiedene Geruchsstoffe, die an den Fühlern haften, eine Rolle bei der gegenseitigen Verständigung. Die Unterschiede der Zeichen sind — wenigstens für unsere Sinne — nur sehr gering, dennoch aber können wir es durch lange und genaue Beobachtung des Ameisenlebens so weit bringen, die Fühlersprache der Ameisen einigermaßen zu verstehen. — Bei dem beschränkten Raum ist es mir versagt, jeden der unter a) bis h) angeführten Fälle mit einem konkreten Beispiel zu belegen. Außerdem haben wir ja im Verlauf dieses Buches schon genügend Gelegenheit gehabt, das Mitteilungs-

vermögen der Ameisen zu illustrieren, ich verweise in dieser Beziehung vor allem auf die Kapitel V bis VIII.

Von den vielen Versuchen, die Forel, Lubbock, Wasmann usw. speziell im Hinblick auf das Mitteilungsvermögen der Ameisen angestellt haben, sei nur einiges kurz erwähnt: Lubbock experimentierte in der Weise, daß er tote Insekten (Fliegen usw.) und Spinnen in einiger Entfernung vom Nest auf einem Kork feststeckte und dieselben von einer einzelnen Ameise entdecken ließ. Nachdem diese sich eine zeitlang vergeblich bemüht hatte, die Beute heimzuschleppen, kehrte sie gewöhnlich mit „leeren Händen" in ihr Nest zurück, bald darauf aber kam sie mit einer größeren Anzahl Genossen wieder hervor, die ihr — wenn auch nur sehr langsam und gemächlich — folgten und das Beutetier stückweise wegtrugen. Da Lubbock dieses Experiment mehrfach anstellte und mit verschiedenen Ameisen (Atta testaceopilosa, Pheidole megalocephala, Formica fusca), so kann man wohl schwerlich den Einwand der Zufälligkeit gegen das Resultat erheben. Lubbock schließt denn auch daraus, daß die Ameisen etwas der Sprache ähnliches besitzen. „Man kann unmöglich daran zweifeln, daß die Freunde von der ersten Ameise wirklich herangeholt wurden[1])". Wenn wir auch — wie Bethe will — annehmen, daß der Fliegen- oder Spinnengeruch, der an der ersten Ameise sich festgesetzt, die Genossen angezogen und aus dem Neste gelockt hat (reflektorisch), so vermag es die Reflextheorie doch nie und nimmer zu erklären, wie denn die erste Ameise überhaupt dazu kommt, mit leeren Händen in das Nest zurückzukehren.

Auch Wasmann kam bei seinen Beobachtungen und Experimenten zu denselben Resultaten wie Lubbock. So sah er einmal, wie eine Waldameise (Formica rufa), welche allein zwei Lomechusen nicht fortzutragen und in ihr Nest zu schaffen vermochte, fünf ihrer Gefährtinnen durch Fühlerschläge herbeiholte; diese folgten der ersten Ameise, suchten mit ihren Fühlern tastend die Käfer auf und bewerkstelligten dann den Transport derselben. — Noch drastischer verlief folgender Versuch, der mit einer gemischten Sanguinea + rufibarbis + fusca-Kolonie in einem Wasmannschen Nest (s. Einleitung S. 6) angestellt wurde: Es wurden in das „Abfallnest" eine Anzahl ♀-Kokons von F. fusca und rufibarbis gelegt, zu einer Zeit, in der sich keine Ameise in diesem Nestteil befand. Noch nach $1^1/_2$ Stunden hatten die sanguinea und ihre Sklaven nichts von den Kokons bemerkt. Wasmann setzte nun eine sanguinea in das Abfallnest zu den Kokons. Diese lief nach kurzer Zeit ins Nest zurück, zuerst ins „Oberneſt" und von dort unmittelbar ohne Aufenthalt durch das Vorneſt in das Hauptneſt, in welchem sie verschwand. Kaum 10 Sekunden später kam eine ganze Flut von sanguinea aus dem „Hauptneſt" in das „Vorderneſt" gelaufen; von dort gings direkt in das „Oberneſt" und dann nach einem Zögern von nur wenig Sekunden in das „Abfallneſt" hinab; sofort begann der Transport der Kokons, der den ganzen Nachmittag hindurch währte.

[1]) Wie angesichts dieser Resultate und Schlußfolgerungen Bethe sagen kann: „Aus den vielen Versuchen, die Lubbock zur Prüfung des Mitteilungsvermögens angestellt, geht hervor, daß etwas Derartiges nicht existiert" — ist vollkommen unbegreiflich!

Nur ein Hyperskeptiker wird daran zweifeln, daß dieser plötzliche Massenaufbruch der sanguinea durch die eine von den Kokons zurückgekehrte Ameise veranlaßt worden ist, und daß diese letztere lediglich deshalb zum Hauptnest zurückgelaufen ist, um ihre Genossen von dem Funde zu benachrichtigen bzw. ihre Erregung darüber auf ihre Genossen zu übertragen. Es sei aber nochmals betont, daß wir weit entfernt sind, den Ameisen dabei etwa eine aus Vernunftgründen, logischen Schlüssen usw. aufgebaute Absicht zuzuschreiben, sondern daß wir das Zurücklaufen und Benachrichtigen der Genossen in der Hauptsache auf einen instinktiven Trieb zurückführen — auf den Trieb, die eigenen Gefühlszustände und Bewegungsimpulse auf andere Individuen der Gesellschaft zu übertragen[1]).

Die gegenseitige Verständigung geschieht übrigens nicht allein durch die Fühlersprache, sondern mitunter wenden die Ameisen noch andere Mittel an. Wenn sie recht deutlich werden wollen, so schlagen sie mit ihrem Kopf gegen die Brust ihres Genossen (Huber). Bei der Aufforderung zur Fütterung werden meist außer den Fühlern auch die Vorderbeine benutzt, mit denen sie die Seiten des Kopfes der Fütternden bearbeiten; durch eifriges Belecken der Mundgegend wird ferner die Aufforderung noch nachdrücklicher gemacht. Wenn Warnrufe mit den Fühlern nichts nutzen, so wenden die Warnenden Gewalt an und ziehen ihre Genossen an den Beinen usw. von der gefährlichen Stelle ab. Wir haben ferner oben (Kap. VI, 2) gesehen, daß manche Ameisen (Camponotus-Arten) bei herannahender Gefahr mit ihrem Abdomen und ihren Köpfen auf den Boden oder die Wände des Nestes schlagen und dadurch ein deutlich hörbares Geräusch erzeugen. Es ist höchstwahrscheinlich, daß es sich hier um Alarmsignale handelt.

Nach alledem, was wir bis jetzt gehört haben, steht das Mitteilungsvermögen der Ameisen außer Zweifel. Die Ameisensprache ist sogar ziemlich wortreich; in erster Linie beruht dieselbe auf Zeichen, welche mit den Fühlern gegeben werden. Die Lautsprache tritt dagegen ganz in den Hintergrund und ist nur bei wenigen Ameisen beobachtet.

Besitzen die Ameisen ein formelles Schlußvermögen?

Wenn wir uns die letztgenannten Versuche Lubboks und Wasmanns vergegenwärtigen, so möchte man fast glauben, das Zurücklaufen der einen Ameise und das Holen von Hilfe konnte nur auf Grund von richtiger Überlegung, auf Grund von logischen Schlüssen geschehen. Wir brauchen jedoch nicht zu den höchsten Neurokymtätigkeiten zu greifen, um diese Fälle zu erklären, sondern wir kommen auch hier recht wohl damit aus, daß wir den Ameisen ein sinnliches Gedächtnis zuschreiben, und ferner die Fähigkeit, die durch die verschiedenen Sinne empfangenen Bilder (Engramme) zu neuen

[1]) Ich stehe nicht an, diesen Trieb als einen der wichtigsten sozialen Triebe anzusprechen, ohne den ein größeres Gesellschaftsleben gar nicht denkbar wäre. Zweifellos hat, was nebenbei bemerkt sei, dieser soziale Grundtrieb seine Wurzel in dem Sexualtrieb. (Vgl. auch: Forel, Die sexuelle Frage. München 1905.)

Assoziationen zu verbinden. Die Ameisen haben auf ihren Forageexpeditionen dutzendmale die Erfahrung gemacht, daß das Einschleppen einer schweren Beute viel leichter zu mehreren geschieht als allein. Wenn nämlich eine einzelne Ameise auf einer bevölkerten Ameisenstraße sich mit Tragen eines zu großen Gegenstandes abmüht, so dauert es selten lange, daß sich derselben eine ganze Anzahl Genossen, die eben des Weges kommen, zugesellen (Nachahmungstrieb), und nun gemeinsam Hand an die schwere Last legen. Wenn sie auch anfänglich vielleicht sich entgegenarbeiten, so arbeiten sie doch schon nach kurzer Zeit gleichsinnig. Diese Erfahrung wird im Gedächtnis aufgespeichert, und tritt nun der Fall ein, daß eine Ameise (wie bei obigen Versuchen) allein außerhalb des Nestes sich befindet, und nun eine schwer zu bewältigende Beute antrifft, so wird in dieser Ameise sofort die assoziierte Vorstellung helfender Nestgenossen wach werden. Mit dieser Vorstellung verbindet sich die des Nestes, wodurch der Impuls zum Zurücklaufen gegeben ist (C. Schaeffer). — Ein Abstraktionsvermögen ist also dabei durchaus nicht nötig, ebensowenig eine wirkliche Einsicht in die Beziehungen zwischen Mittel und Zweck, sondern auch ohne eine solche, lediglich auf Grund eines sinnlichen Assoziationsvermögens lassen sich diese fraglichen Vorgänge ungezwungen erklären.

Wenn ich einen Hund mit einem Stein werfe, so schreit derselbe infolge des empfundenen Schmerzes und läuft weg. Wenn ich nun demselben Hunde gegenüber ein zweitesmal mich nur bücke, so genügt dies, die Fluchtbewegung auszulösen (zu ekphorisieren nach Semon, Die Mneme, Leipzig 1905). Die zweite Fluchtbewegung ist kein Reflex im Sinne Bethes, denn die Reaktion ist ja nicht angeboren. Einem jungen Hunde, der noch nie die schlechte Erfahrung mit dem Stein gemacht, wird es nicht einfallen, auf das bloße Bücken meinerseits sofort die Flucht zu ergreifen. Auch hier fehlt eine wirkliche Einsicht in die Beziehungen zwischen Mittel und Zweck, vielmehr hat sich der Gefühlseindruck (Schmerz) mit dem Gesichtseindruck (Bücken) lediglich zu einer neuen Assoziation verbunden, so daß die Wiederholung des letzteren genügt, ersteren auszulösen.

Derartige Verbindungen der verschiedenen Sinneseindrücke zu neuen Assoziationen sind es, die den Schlüssel der Ameisenpsychologie liefern. Damit kommen wir überall aus, und mag es mitunter auch noch so sehr den Anschein haben, daß die Ameisen in bewußter Absicht handeln, daß sie logische Schlüsse ziehen usw., so zeigt die kritische Analyse solcher Vorgänge doch stets, daß den Ameisen die höchsten geistigen Fähigkeiten vollkommen abgehen.

Alle Versuche, die in dieser Hinsicht von Lubbock, Wasmann, Bethe ausgeführt wurden, fielen völlig negativ aus. Bethe z. B. schraubte eine mit Honig auf einer Ameisenstraße liegende Scheibe, die von den Ameisen fleißig besucht wurde, ganz langsam im Verlaufe von mehreren Wochen höher, bis sie endlich so hoch lag, daß die Ameisen nicht mehr hinaufgelangen konnten. Es liefen daraufhin zunächst immer noch viele auf der Straße herum und richteten sich auf die Hinterbeine, natürlich aber ohne Erfolg. „Man hätte bei diesem allmählichen Höherhängen des Brotkorbes erwarten sollen,

daß die Ameisen, wenn sie imstande wären, den einfachen Schluß zu ziehen: der Boden muß erhöht werden — einige Sandkörner aufgetürmt hätten." Sie taten dies aber nicht, trotzdem sie doch sonst (bei den Nestbauten) mit großer Schnelligkeit hohe Erdwälle aufzuführen imstande sind. Solche und ähnliche Versuche wurden noch mehrfach ausgeführt (Lubbock, Wasmann u. a.), und zwar alle mit dem gleichen Erfolg!

Besonders lehrreich ist der Uhrschalenversuch Wasmanns, der oben, Kap. VI, 1, bereits beschrieben ist. Er sei hier nochmals kurz angeführt: Wasmann stellte neben ein F. sanguinea-Nest eine Uhrschale mit Wasser, in deren Mitte sich eine Insel mit Puppen befand. Die Ameisen bauten eine Brücke zur Insel, indem sie Sand in die Uhrschale warfen, und holten dann die Puppen herüber! Ist das nicht ein schlagender Beweis für eine hohe Ameisenintelligenz, für ein formelles Schlußvermögen usw.? Ein Kontrollversuch belehrt uns eines anderen: Wasmann stellte nämlich später eine Uhrschale mit Wasser ohne Inseln und ohne Puppen hin — und die Ameisen benahmen sich genau ebenso, d. h. sie warfen auch diesmal Sand ins Wasser und legten den See trocken! Hätten wir aus dem ersten Versuche geschlossen: die Ameisen warfen den Sand ins Wasser in der (bewußten) Absicht, zu den Puppen zu gelangen, so hätten wir einen groben Fehlschluß gemacht. Denn sie folgten bei diesem Vorgehen lediglich ihrem Reinlichkeitstrieb, der sie alle unangenehmen Dinge in ihrem Nestbezirk, welche nicht fortgeschafft werden können, mit Sand usw. bedecken läßt (vgl. Kap. VI, 1). Dieser große Reinlichkeitstrieb ist es, auf welchem alle die vielen „Brückenbauten" über Leimringe usw., welche von jeher mit Vorliebe als Beweis für das logische Denken der Ameisen selbst von ernsten Forschern (z. B. Leukart) vorgebracht wurden, beruhen. Der Wasmannsche Versuch führt uns so recht deutlich vor Augen, wie vorsichtig man bei der Auslegung einzelner herausgerissener Beobachtungen sein muß, besonders bei Tieren, welche in ihrer Organisation so weit von uns verschieden sind.

Von Seiten der Anthropomorphisten wurde häufig die Pflege von Blattläusen und anderen Gästen als Beweis für die Ameisenintelligenz herangezogen. Nach William Marshall soll diese Erscheinung sogar mehr als alles andere dartun, eine wie hohe Stufe der Intelligenz die Ameisen erlangt haben. „Wir müssen ihnen eine bedeutende Beobachtungsgabe zuerkennen und gestehen, daß sie die Lebensweise ihrer Haustiere bis zu einem gewissen Grade studieren."

Hätte Marshall die Ameisen nur besser studiert, so hätte er unmöglich eine solche Behauptung aufstellen können. Nach Wasmann behandeln künstliche Autodidaktenkolonien, die aus ganz jungen, eben nach dem Ausschlüpfen aus dem Nest genommenen Arbeiterinnen gebildet werden, vorgesetzte Blattlauseier vollkommen richtig genau ebenso wie alte Kolonien, obwohl sie doch keine Spur von Erfahrungskenntnis über Blattlausentwickelung besitzen konnten. Und ferner: wie schlecht müssen doch die Arbeiter der Formica sanguinea die Lebensweise der so häufig bei ihnen hausenden Lomechusa „studiert" und „beobachtet" haben, da sie in den vielen tausend Jahren immer noch nicht herausgebracht haben, daß dieser Gast ihr größter Feind

ist (der sogar die Existenz ihrer ganzen Kolonie gefährdet) und sie immer noch die Larven dieses Vampyrs lustig weiterpflegen. Man könnte in diesem Falle vielleicht einwenden, daß das Exsudat der Lomechusa den Ameisen einen solch hohen Genuß bereite, daß sie ihm zuliebe sogar das Wohl ihrer Familie vergessen, wie ja auch viele Menschen durch ihre Sucht nach Genüssen (Alkoholismus, Erotismus) ihre Familie ins Unglück stürzen und zugrunde richten.

Bei anderen, mit Lomechusa verwandten Gästen, den Atemeles-Arten, ist aber auch dieser Einwand hinfällig. Denn die Atemeles verlassen, sobald sie entwickelt sind, das Nest ihrer Pflegerinnen (Formica), um sich zu anderen Ameisen (verschiedenen Myrmica-Arten) zu begeben und bei diesen den größten Teil ihres Lebens zuzubringen. Erst im nächsten Frühjahr, zur Paarungszeit, finden sie sich wieder in den Formica-Kolonien ein, wo sie ihre Brut auf Kosten der Ameisenbrut aufziehen lassen. „Für wen pflegen also jene Formica eigentlich die Brut von Atemeles? Nicht für sich, sondern für Myrmica . . . ". Nicht nur, daß sie vom Exsudat nichts abbekommen, „haben sie nur den großen Schaden, welchen die Kuckucksbrut durch Auffressen der Ameiseneier und -larven ihnen zufügt" (Wasmann).

Hätten die Ameisen nur eine Spur von Intelligenz, von einer wirklichen Einsicht in die Beziehungen zwischen Mittel und Zweck, so würde es ihnen doch nie und nimmer einfallen, die Atemeles bei sich aufzunehmen und deren Brut zu pflegen.

Solcher Beweise bietet das Leben der Ameisen eine Menge, und wollten wir unseren Tierchen gar einen so hohen Grad von Intelligenz zuschreiben wie Marshall, der sie exakte biologische Forschungen ausführen läßt, so würde die Ameisenbiologie zu einem Kapitel unlösbarer Widersprüche! Wir müßten uns dann weit mehr über das wundern, was die Ameisen nicht vermögen, als über das, was sie vermögen.

* * *

Fassen wir das Resultat unserer flüchtigen psychologischen Skizze kurz zusammen, so ergibt sich folgendes: Die Ameisen sind keine Miniaturmenschen; denn eine menschliche, auf Abstraktions- und formellen Schlußvermögen beruhende Überlegung fehlt ihnen vollkommen. Anatomisch drückt sich dieser Mangel unzweideutig in der Kleinheit des Ameisengroßhirns gegenüber der mächtigen Entfaltung des menschlichen Großhirns aus. Die Ameisen sind andererseits aber auch keine Reflexautomaten; denn sie besitzen nachweisbar ein nicht geringes Modifikationsvermögen. Die Ameisen sind vielmehr mit psychischen Qualitäten reichlich ausgestattete Wesen, bei denen man Gedächtnis, Assoziationen von Sinnesbildern, Wahrnehmungen, Benutzung von individuellen (sinnlichen) Erfahrungen, und somit deutliche, wenn auch geringe individuelle plastische Anpassungen nachweisen kann[1]).

[1]) Zu ungefähr den gleichen Ergebnissen ist von Buttel-Reepen bezüglich der psychischen Fähigkeiten der Bienen gelangt.

Die höchste psychische Plastizität kommt den Arbeitern zu, bedeutend geringer ist sie bei den Weibchen, um bei den Männchen fast auf Null herabzusinken. Diesem Unterschiede der geistigen Fähigkeiten bei den drei Ständen entspricht die verschiedene Ausbildung des Großhirns, wie im ersten Kapitel des näheren ausgeführt ist (vgl. Fig. 16, S. 29).

Aber trotz der gewaltigen Verschiedenheiten zwischen Ameisen und Menschen (sowohl bezüglich der Körperorganisation als auch der psychischen Qualitäten) sind jene „in ihrer sozialen Biologie und Psychologie ein höchst wertvolles und interessantes Vergleichsobjekt der lebenden Naturwelt, sowohl für die sozialen Verhältnisse des Menschen, wie für die menschliche Psychologie überhaupt. Sie beweisen, wie die ewigen göttlichen Naturpotenzen, sowohl die der Lebewesen als deren Relationen untereinander, gleiche oder ähnliche Erscheinungen auf ganz verschiedenen Wegen produzieren. Sind doch Sklaverei, Viehzucht und Gartenbau von den Ameisen getrieben worden, lange bevor es Menschen auf der Erde gab. Die Ameisen haben aber diese Künste höchst wahrscheinlich auf dem Wege der Zuchtwahl automatisch im Laufe unzähliger Generationen mit Hilfe ererbter Kombinationen erworben, ohne daß je eine Ameise individuell die Zweckmäßigkeit der Sache überschaut hätte. Der Mensch dagegen erfindet individuell, mit Hilfe der unzähligen plastischen Reizkombinationen seines mächtigen Gehirns, und zwar erfindet er sehr oft individuell Dinge, die schon längst vor ihm von anderen Naturkräften oder Lebewesen zustande gebracht worden waren. In den Sprüchen Salomonis 6, 6 u. ff. heißt es: „Gehe hin zur Ameise, du Fauler, siehe ihre Weise an und lerne, ob sie wohl keinen Fürsten, noch Hauptmann, noch Herrn hat, bereitet sie doch ihr Brot im Sommer und sammelt ihre Speise in der Ernte". Man kann dem noch hinzufügen: Sie gibt dem Menschen die sozialen Lehren der Arbeit, der Eintracht, des Mutes, der Aufopferung und des Gemeinsinnes." (Forel, Die Ameise, 1898.)

Literatur.

Bethe, Albrecht, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? In: Arch. f. d. ges. Physiologie 70 (1898).

Bethe, Albrecht, Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen. In: Ebenda 79 (1900).

Bethe, Albrecht, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen, zum Teil nach neuen Versuchen. In: Biol. Zentralbl. 22 (1902).

Büchner, Ludw., Aus dem Geistesleben der Tiere. Berlin 1876.

Buttel-Reepen, H. v., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900.

Buttel-Reepen, H. v., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Zusatz 4. Leipzig 1903.

Cobelli, R., Il senso del gusto nel *Lasius emarginatus Oliv.* In: Verhandl. d. Zool. bot. Ges. Wien 52 (1902).

Cobelli, R., I veneni ed il *Lasius emarginatus Oliv.* In: Ebenda 1903.

Emery, C., Intelligenz und Instinkt der Tiere. In: Biol. Zentralbl. 13 (1893).

Escherich, K., Ameisenpsychologie. In: Beil. d. Allgem. Ztg. München 1899, Nr. 100.

Fielde, Adele M., A Study of an Ant. In: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901.

Fielde, Adele M., Further Study of an Ant. In: Ebenda.

Fielde, Adele M., Notes on an Ant. In: Ebenda 1902.

Fielde, Adele M., Supplementary Notes on an Ant. In: Ebenda 1903.

Fielde, Adele M., Experiments with Ants induced to swim. In: Ebenda.

Fielde, Adele M., A cause of feud between ants of the same species living in different communities. In: Biol. Bull. 5 (1903).

Fielde, Adele M., The reactions of Ants to Material Vibrations. In: Proc. Acad. Nat. Soc. Philadelphia 1904.

Fielde, Adele M., Power of Recognition among Ants. In: Biol. Bull. 7 (1904).

Forel, Aug., Fourmis de la Suisse, 1874.

Forel, Aug., Gehirn und Seele. Vortrag. Bonn 1899.

Forel, Aug., Die Ameiſe. In: Die Zukunft 6 (1898).

Forel, Aug., Expériences et remarques critiques sur les Sensations des Insectes, I—V. Como 1900 bis 1901.

Forel, Aug., Die pſychiſchen Fähigkeiten der Ameiſen und einiger anderer Inſekten, mit einem Anhange über die Eigentümlichkeiten des Geruchſinnes bei jenen Tieren. München, Reinhardt, 1901.

Forel, Aug., Beiſpiele phylogenetiſcher Wirkungen und Rückwirkungen bei den Inſtinkten und dem Körperbau der Ameiſen als Belege für die Evolutionslehre und die pſychophyſiologiſche Identitätslehre. In: Journ. f. Phyſiol. u. Neurol. 1 (1902).

Forel, Aug., Nochmals Herr Dr. Bethe und die Inſekten-Pſychologie. In: Biol. Zentralbl. 23 (1903).

Forel, Aug., Die ſexuelle Frage. München, Reinhardt, 1905.

Forel, Aug. und H. Dufour, Über die Empfindlichkeit der Ameiſen für Ultraviolett und Röntgenſtrahlen. In: Zool. Jahrb., Syſt.-Bd., 17 (1902).

Huber, P., Recherches sur les moeurs des Fourmis indigènes. Genève 1810.

Lubbock, John, Ameiſen, Bienen und Weſpen. Leipzig 1883.

Lubbock, John, Die Sinne und das geiſtige Leben der Tiere. Leipzig 1889.

Marſhall, William, Leben und Treiben der Ameiſen. Leipzig 1889.

Piéron, H., Contribution à l'étude du problème de la neconnaissance chez les Fourmis. In: Compt. rend. d. Séanc. 6me Congr. intern. Zoologie. Genf 1905, 482—491.

Reimarus, Herm. Sam., Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Tiere. Hamburg 1762.

Romanes, G. John, Animal Intelligenz. London 1882.

Romanes, G. John, Die geiſtige Entwickelung im Tierreich. Leipzig 1885.

Schaeffer, C., Die geiſtigen Fähigkeiten der Ameiſen. In: Verhandl. d. Nat.-Ver. Hamburg, 3. Folge, 9 (1902).

Schoenichen, Walther, Über Tier- und Menſchenſeele. Stuttgart 1900.

Semon, R., Die Mneme. Leipzig 1905.

Smalian, C., Altes und Neues aus dem Leben der Ameiſen. In: Zeitſchr. f. Naturwiſſ. 67 (1894).

Viehmeyer, H., Beobachtungen über das Zurückfinden von Ameiſen zu ihrem Neſt. In: Allgem. Zeitſchr. f. Ent. 1900.

Wasmann, E., Die zuſammengeſetzten Neſter und gemiſchten Kolonien der Ameiſen. (III. Abſchnitt. Zur Pſychologie der Ameiſengeſellſchaften.) Münſter 1891

Wasmann, E., Die pſychiſchen Fähigkeiten der Ameiſen. Stuttgart 1899.

Wasmann, E., Inſtinkt und Intelligenz im Tierreich. 2. Auflage. Freiburg i. Br. 1899.

Wasmann, E., Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameiſen und der höheren Tiere. 2. Auflage. Freiburg 1900.

Wasmann, E., Nervenphyſiologie und Tierpſychologie. In: Biol. Zentralbl. 21 (1901).

Wasmann, E., Noch ein Wort zu Bethes Reflextheorie. In: Ebenda 22, 1902.
Wasmann, E., Zum Orientierungsvermögen der Ameisen. In: Allgem. Zeitschr. f. Entom. 6 (1901).
Wasmann, E., Menschen- und Tierseele. 2. Auflage. Köln 1904.
Wasmann, E., Die monistische Identitätstheorie und die vergleichende Psychologie. In: Biol. Zentralbl. 23 (1903).
Wasmann, E., Die moderne Biologie und die Abstammungslehre. Freiburg i. Br. 1904.
Wheeler, W. M., The compound and mixed Nests of American Ants. In: Amer. Naturalist. 35 (1901).
Wheeler, W. M., Ethological observations on an American Ant (*Leptothorax emersoni*). In: Journ. f. Psychol. u. Neurol. 2 (1903).

Anhang.

Übersicht über die in Deutschland einheimischen Ameisen.

Manchem der verehrten Leser dürfte der folgende Bestimmungsschlüssel nicht unwillkommen sein. Ich berücksichtige im wesentlichen nur die Arbeiterform, weil der biologische Beobachter in erster Linie mit dieser zu tun hat. Außerdem haben wir die ausgezeichneten Bestimmungstabellen von Mayr, Forel und André, wo sich jeder über die Geschlechtstiere leicht orientieren kann. Neben den systematischen Kennzeichen füge ich jeder Art einige Notizen über Vorkommen, Lebensweise usw. bei, wodurch die Bestimmung in manchen Fällen noch erleichtert werden mag.

A. Die Unterfamilien.

1. Hinterleibstielchen, eingliedrig 2
   „ zweigliedrig . . . . . 2. Myrmicini.
2. Der eigentliche Hinterleib zwischen dem ersten und zweiten Segment eingeschnürt . . . . . 1. Ponerini.
   Der eigentliche Hinterleib nicht eingeschnürt 3
3. Der dreieckige Clypeus setzt sich zwischen die Insertionsstellen der Fühler nach hinten fort; Hinterleib von oben gesehen nur vier Segmente zeigend; fünftes Segment unter dem vierten verborgen; Kloakenöffnung quer-spaltförmig, ventralwärts gelegen; ohne Wimperbesatz . . . . . 3. Dolichoderini[1]).
   Der Clypeus setzt sich nicht zwischen die Insertionsstellen der Fühler fort; Hinterleib von oben gesehen fünf Segmente zeigend; fünftes Segment konisch zugespitzt, nach hinten gerichtet; Kloakenöffnung klein und rund, an der Spitze desselben gelegen, mit einem Wimperkranz umgeben . . . . . 4. Camponotini.

[1]) Die Dolichoderini sind in Deutschland nur durch zwei Arten vertreten: Tapinoma erraticum und Dolichoderus quadripunctatus. Sollten also Zweifel bestehen betreffs der Subfamilie, so vergewissere man sich, ob eine dieser beiden leicht kenntlichen Arten vorliegt (s. unten). Ist dies nicht der Fall, so kann man zu den Camponotini übergehen.

B. Die Gattungen.

1. Ponerini.

Für unser Faunengebiet kommt nur eine Gattung in Betracht, nämlich Ponera Ltr.

2. Myrmicini.

1. Arbeiterform fehlt . . . . . Anergates For.
„ vorhanden 2
2. Oberkiefer glatt, ohne gezähnten Kaurand, schmal und spitz, sichelförmig (vgl. Fig. 49, S. 152) . . Strongylognathus Mayr.
Oberkiefer mit gezähntem Kaurand, breit dreieckig 3
3. Erstes Stielchenglied viereckig . . . . . Myrmecina Curt.
„ „ keulenförmig, d. h. vorne zylindrisch, hinten verdickt 4
4. Zweites Stielchenglied ventral mit einem schräg nach vorn und unten gerichteten Dorn . . . . . Formicoxenus Mayr.
Zweites Stielchenglied ventral unbedornt 5
5. Fühler zehn-, Keule zweigliedrig . . . . Solenopsis Westw.
Fühler elf- oder zwölf-, Keule dreigliedrig 6
6. Hinterrücken (Epinotum) vollkommen unbewehrt, ohne Zähne und Dornen . . . . . Monomorium Mayr.
Hinterrücken (Epinotum) stets bewaffnet, wenigstens mit kleinen Zähnchen 7
7. Seitenaugen sehr klein, punktförmig, kaum hervorragend Stenamma Westw.
Augen gut entwickelt, fast halb so lang als die Schläfen, und deutlich vorspringend 8
8. Die drei letzten Glieder der Fühlergeißel zusammen viel kürzer als die vorhergehenden zusammen; größere Formen von $3^1/_2$ bis 6 mm 9
Die drei letzten Glieder der Fühlergeißel zusammen so lang oder länger als die vorhergehenden zusammen; kleinere Formen von 2 bis $3^1/_2$ mm 10
9. Pro- und Mesonotum zusammen halbkugelförmig gewölbt, das Metanotum weit überragend . . . . . Aphaenogaster Mayr.
Pro- und Mesonotum flach gewölbt, nur wenig oder gar nicht das Metanotum überragend . . . . . Myrmica Ltr.
10. Vorderecken des Rückens eckig, Rücken kurz und breit, grob und tief längsgerunzelt . . . . . Tetramorium Mayr.
Vorderecken des Rückens gerundet, Rücken lang und schmal, feiner gerunzelt. . . . . Leptothorax Mayr.

3. Dolichoderini.

1. Hinterrücken (Epinotum) flach abfallend; Schuppe schmal, von dem ersten Gasterſegment überragt . . . . Tapinoma Foerst.

Hinterrücken senkrecht abfallend, mit tief ausgehöhlter Hinterfläche; Schuppe breit, freiliegend, d. h. nicht überragt von dem ersten Gastersegment . . . . . Dolichoderus Lund.

4. Camponotini.

1. Insertion der Fühler vom Hinterrand des Clypeus entfernt (Fig. 6, S. 13) 2
   Insertion der Fühler an der Vereinigungsstelle von Stirnleisten und Clypeus gelegen 3
2. Sehr große Arten von 10 bis 14 mm Länge; Clypeus trapezförmig; ohne morphologisch-differenzierte Soldatenform Camponotus Mayr.
   Kleinere Art von 3 bis 5 mm Länge; Clypeus mit parallelen Seiten; mit differenzierter Soldatenform mit eckig erweitertem, scharf abgestutztem Vorderkopf (Fig. 24 C, S. 41) Colobopsis Mayr.
3. Mandibeln glatt, ohne gezähnten Kaurand, spitz sichelförmig (Fig. 7 B, S. 15) . . . . . Polyergus Latr.
   Mandibeln mit gezähntem Kaurand, breit dreieckig (Fig. 7 A, S. 15) 4
4. Stirnfeld undeutlich begrenzt, viel breiter als lang; Stirnaugen sehr schwach entwickelt oder fehlend; kleine Arten von 2 bis 5 mm Lasius Fb.
   Stirnfeld allseits deutlich begrenzt, nicht breiter als lang; Stirnaugen gut ausgebildet; mittelgroße Arten von 5 bis 10 mm Formica L.

C. Die Arten.

Ponera Ltr.

In unserer Fauna kommt nur eine einzige Art vor: P. contracta Latr. Sie ist $2^1/_2$ bis $3^1/_2$ mm lang, sehr schmal, braun bis schwärzlich gefärbt und lebt in sehr kleinen Gesellschaften unter Steinen oder Rinde, oft im Nestbezirk von Formica sanguinea oder rufa (Wasmann).

Anergates Forel.

Die einzige Art A. atratulus Schenk lebt stets in gemischten Kolonien mit Tetramorium caespitum. Die Arbeiterkaste fehlt vollkommen; die Männchen sind stark degeneriert, flügellos, larvenähnlich; die befruchteten Weibchen zeichnen sich durch Physogastrie aus (vgl. Fig. 50 A, S. 153). Die jungen Geschlechtstiere erscheinen im Juni und Juli; die Befruchtung findet im Nest statt.

Strongylognathus Mayr.

In Deutschland kommt nur eine Säbelameise vor: Str. testaceus Schenk. Dieselbe ist $2^1/_2$ bis $2^3/_4$ mm lang, rötlichgelb, glänzend, Hinterkopf tief ausgeschnitten (Fig. 49, S. 152). Sie lebt stets mit dem ihr an Größe und Form nahestehenden Tetramorium caespitum zusammen in gemischten Kolo-

nien (S. 151). Hochzeitsflug im Juli und August. Die Geschlechtstiere sind nur wenig größer als die Arbeiter (♀ 3½ bis 4, ♂ 4 bis 4½ mm), während die von Tetramorium drei- bis viermal so groß sind (♀ 5 bis 8, ♂ 6 bis 7 mm), so daß bei Anwesenheit der Geschlechtstiere eine Verkennung der beiden Arten ausgeschlossen ist.

Myrmecina Curt.

Ebenfalls nur eine Art: M. latreillei Curt. Von kurzer gedrungener Statur, schwarzbraun, abstehend behaart, 2¾ bis 3¼ mm lang. Lebt in kleinen Kolonien, meist im Nestbezirk anderer Ameisen, in Mulm, unter Blättern oder Steinen, oder in Mauerritzen; ist sehr furchtsam, rollt sich bei nahender Gefahr meist zusammen und stellt sich tot. — Hochzeitsflug im August und September.

Formicoxenus Mayr.

Die einzige Art: F. nitidulus Nyl., ist 2½ bis 3 mm lang, glatt und glänzend, rötlichgelb bis rötlichbraun (Hinterleib dunkler) und lebt als Gast in den Nestern von Formica rufa und pratensis (S. 143).

Solenopsis Westw.

Bei uns nur S. fugax Ltr. Eine winzige, 1½ bis 2 mm lange Ameise von gelber Färbung. Weibchen schwarzbraun, verhältnismäßig riesig groß (Fig. 47, S. 147). Lebt als Diebsameise im Nestbezirk größerer Ameisen, oft in ungemein volkreichen Kolonien (S. 141). Hochzeitsflug im September und Oktober.

Monomorium Mayr.

Von der ziemlich artenreichen Gattung kommt in Deutschland nur eine einzige Art vor und zwar nicht einmal als endemisch, sondern nur eingeschleppt; es ist dies die berüchtigte Hausameise der großen Städte, M. pharaonis L. Von winziger Statur, 1¾ bis 2 mm lang, rotgelb mit dunklerem Hinterleibsende. Lebt bei uns nur in Häusern, wo sie recht unangenehm und sogar schädlich werden kann.

Stenamma Westw.

Die Gattung enthält nur zwei Arten, von denen eine bei uns vorkommt: St. westwoodi Westw. Rostrot, 3¼ bis 3½ mm lang; Fühler, Beine und Unterseite des Abdomens etwas heller; Kopf und Unterleib dagegen meist dunkler; Kopf und Thorax tief gerunzelt. Lebt verborgen, in Mulm oder Laub usw., häufig im Nestbezirk anderer Ameisen.

Myrmica Latr.

Für die deutsche Fauna kommen sechs Arten in Betracht, die alle ziemlich übereinstimmend heller oder dunkler rotbraun gefärbt sind, deren Erkennung aber mit Hilfe des folgenden Schlüssels nicht schwer sein dürfte:

1. Hinterrücken (Epinotum) ohne Dornen, nur mit zwei stumpfen Höckern; Mandibeln vorn nur mit zwei starken Zähnen, hinter diesen mit 13 bis 14 ganz kleinen; Keule der Fühlergeißel 5-gliedrig; große Art, 7 bis $8^1/_2$ mm . . . . . M. rubida Latr.

   Epinotum mit zwei kräftigen langen Dornen, Mandibeln sieben- bis achtzähnig, Fühlerkeule vier- oder dreigliedrig; kleinere Arten $3^1/_2$ bis 6 mm (M. rubra L.[1]) 2

2. Fühlerkeule viergliedrig, Fühlerschaft nahe der Wurzel sanft gebogen 3

   Fühlerkeule dreigliedrig, Fühlerschaft nahe der Wurzel rechtwinklig gebogen oder gebrochen 4

3. Stielchen (Petiolus) fast glatt, nur an den Seiten schwach gerunzelt; Epinotum zwischen den Dornen glatt und glänzend, Dornen nicht viel länger als an der Basis breit; Körper wenig gerunzelt; Länge 4 bis 5 mm . . . . . M. laevinodis Nyl.

   Stielchen grob gerunzelt, mit mehreren tiefen Seitenfurchen; Epinotum zwischen den Dornen quer gerunzelt; Dornen viel länger und schlanker als bei voriger Art, zwei- bis dreimal so lang als an der Basis breit; Körper stärker gerunzelt; Länge $4^1/_2$ bis 6 mm M. ruginodis Nyl.

4. Fühlerschaft nicht gebrochen, nur gebogen; Epinotum zwischen den Dornen glatt und glänzend; Stirnfeld mit Ausnahme der hinteren Hälfte glatt und glänzend; Länge $4^1/_2$ bis $3^1/_2$ mm M. rugulosa Nyl.

   Fühlerschaft knieförmig gebrochen, an der Kniestelle mit einem Zähnchen oder Lappen 5

5. Fühlerschaft an der Kniestelle mit einem zur Längsachse rechtwinklig gestellten, scheibenförmigen Lappen; Epinotum zwischen den Dornen glatt; Stirnfeld grob längs gerunzelt; Länge 4 bis 6 mm M. lobicornis Nyl.

   Fühlerschaft an der Kniestelle entweder bloß mit einem stumpfen Zahn oder mit einem nach aufwärts und innen gerichteten kleinen Lappen; Epinotum zwischen den Dornen fein gerunzelt; Stirnfeld glatt mit Ausnahme des hinteren Teiles, in den sich von der Stirne her Längsrunzeln ziehen; Länge 4 bis $5^1/_2$ mm . M. scabrinodis Nyl.

M. rubida Latr. Die größte Art der Gattung, und zugleich die gefürchtetste aller deutschen Ameisen; ihr Stich ist sehr wirksam und selbst für Menschen sehr empfindlich. Nistet in der Erde, unter Steinen, errichtet zuweilen auch einen Krater oder eine Kuppel aus Erde; sie zieht sandige Gegenden (die Heide) feuchten Wäldern vor. Hochzeitsflug in den Sommermonaten Mai bis August.

M. laevinodis Nyl. und ruginodis Nyl. Diese beiden systematisch so nahverwandten Formen — da Übergänge zwischen beiden vorkommen (v. laevinodi-ruginodis Forel), so ist ruginodis vielleicht richtiger als Rasse von

[1]) Die folgenden fünf Arten werden von Forel unter dem Namen *rubra L.* zusammengefaßt.

laevinodis zu betrachten — verhalten sich auch biologisch recht ähnlich. Beide lieben feuchte schattige Plätze und legen ihre unterirdischen Nester daher meistens in Wäldern, oder fetten Wiesen, an den Ufern von Bächen usw. an, manchmal auch unter Moos, oder unter der Rinde alter Baumstrünke. Der Hochzeitsflug findet vom Juli bis September statt.

M. rugulosa, scabrinodis und lobicornis Nyl. Auch zwischen diesen drei Formen kommen Übergänge vor: var. scabrinodi-rugulosa Forel und var. scabrinodi-lobicornis Forel. Sie stellen daher nicht eigentliche „Arten" (im Sinne Doederleins) dar, sondern „Formen" oder Rassen einer Art (rugulosa). Gemeinsam ist den dreien die Vorliebe für trockenes Terrain (im Gegensatz zu laevinodis und ruginodis) und die unterirdische Anlage der Nester; andererseits hat jede Rasse ihre besonderen Liebhabereien: rugulosa nistet meistens in hartem Rasen, scabrinodis in trockenem, gelbem Sandboden auf der Heide, an Gebüschen, am Rande von Kieferwäldern, ebenso lobicornis, letztere findet sich aber mehr im Gebirge, erstere mehr in der Ebene. Die Zeit des Hochzeitsfluges fällt für alle drei Formen in die Monate August und September.

Aphaenogaster Mayr.

Die einzige in Deutschland vorkommende Art, Aph. subterranea Ltr., erinnert bezüglich ihrer Statur und Färbung etwas an die kleinen Myrmica-Arten, von denen sie aber durch den hochgewölbten Pro- und Mesothorax leicht zu unterscheiden ist. Oberseite des Körpers glatt und glänzend; Färbung rötlich oder gelblichbraun, Kopf und Abdomen dunkler, schwarzbraun; Extremitäten heller, gewöhnlich gelblichbraun; Länge 4 bis 5 mm. Lebt mehr im Süden. Nistet in der Erde, meist unter Steinen. Die geflügelten Geschlechtstiere erscheinen im Juli und August.

Tetramorium Mayr.

Bei uns nur eine Art, T. caespitum L., unter dem Namen „Rasenameise" bekannt. Länge $2^1/_2$ bis $3^1/_2$ mm, braun bis schwarzbraun gefärbt; Oberkiefer, Fühlergeißel, Gelenke der Beine und Tarsen stets heller; Männchen und Weibchen sehr groß (6 bis 8 mm). Die Art ist ungemein weit verbreitet über ganz Europa, Asien, Nord-Afrika und Nord-Amerika, und hat eine Reihe geographischer Rassen und Varietäten ausgebildet. Sie nistet meistens in offenem Terrain, selten in Wäldern; ihre Nester sind unterirdisch und häufig von einer Erdkuppel bedeckt. Im Süden sammelt sie regelmäßig Samenkörner, bei uns nur ausnahmsweise (S. 117); mit ihr leben verschiedene andere Arten in gemischten Kolonien (Strongylognathus, Anergates). Hochzeitsflug im Juni und Juli.

Leptothorax Mayr.

In Deutschland zwei Arten:

1. L. acervorum Fb. Fühler zwölfgliedrig, gelbrot oder braunrot, Oberseite des Kopfes und Hinterleibes, sowie die Fühlerkeule dunkler; Beine mit abstehender Behaarung; $3^1/_2$ bis $3^3/_4$ mm. Eine etwas kleinere Form von $2^3/_4$ bis 3 mm ohne abstehende Behaarung ist als var. muscorum Nyl. beschrieben.

Lebt unter Rinde oder in alten Strünken oder auch unter Steinen, häufig im Nestbezirk von Formica rufa oder sanguinea. Weibchen nur wenig größer, $3^3/_4$ bis $4^1/_2$ mm (im Gegensatz zu Tetramorium). Hochzeitsflug in der Mitte oder gegen Ende des Sommers.

2. L. tuberum F. Unterscheidet sich von der vorigen Art durch die geringere Zahl (11) der Fühlerglieder und die geringere Größe ($2^1/_2$ mm). Die Färbung ist ungemein variabel; die typische Form ist gelblich oder bräunlich mit dunklerem Körperabdomen. Von den vielen Varietäten hebe ich nur die var. unifasciatus Ltr. hervor, welche durch eine ununterbrochene braune Binde auf der Oberseite des ersten Hinterleibssegmentes charakterisiert ist. Tuberum legt ihr Nest gewöhnlich in Rinde an, nistet gelegentlich aber auch in Mauerritzen oder unter Steinen. Hochzeitsflug Juni bis August.

Tapinoma Foerst.

Die einzige deutsche Art, T. erraticum Ltr., ist $2^1/_2$ bis $3^1/_2$ mm lang, schwarz oder braunschwarz gefärbt, und ziemlich reichlich anliegend behaart. Sie hat viel Ähnlichkeit mit Lasius niger, von dem sie sich aber durch die Bildung der Schuppe und die nach vorn überragende Hinterleibsbasis leicht unterscheiden läßt. Wer aber trotzdem etwa noch im Zweifel sein sollte, der achte auf den starken, aromatischen Geruch, welchen Tapinoma bei Berührung abgibt und der auch den Spiritusexemplaren noch lange anhaftet. Nistet vorzugsweise an sonnigen Plätzen, an steinigen Abhängen, auf Wiesen usw.; erbaut über dem Nest eine dünne, zeltartige Erdkugel (S. 88, Fig. 33 B). Die Tapinoma sind ungemein flinke Tiere und halten beim Laufen das Abdomen aufgerichtet, stets zur Verteidigung bereit; denn sie wehren ihre Feinde nicht durch Stiche oder Bisse ab, sondern durch Berühren mit ihrem Abdomen, aus dessen Spitze (Kloake) das jenen aromatischen Geruch besitzende Gift quillt (S. 28). Sie sind vornehmlich Fleischfresser; man trifft sie nicht selten an Kadavern von Vögeln; ferner finden sie sich meistens bei den Schlachten, welche zwischen großen Ameisen (Formica usw.) geschlagen werden, ein, um sich (nach Art der Hyänen) der Gefallenen oder Verwundeten zu bemächtigen und sie als Beute heimzuschleppen. Hochzeitsflug im Juni.

Dolichoderus Lund.

Ebenfalls nur eine Art in Deutschland: D. quadripunctatus L. Kopf schwarz, Thorax und Stielchen rot, Abdomen schwarz und fast stets mit vier gelblich-weißen Makeln (zwei auf dem ersten, und zwei auf dem zweiten Segment) geschmückt; Kopf und Thorax mit tiefen grubenförmigen Punkten dicht besetzt; Länge 3 bis 4 mm. Die charakteristische Färbung schließt eine Verwechslung mit einer anderen deutschen Art aus. Nistet stets auf Bäumen, unter Rinde, oder in dem hohlen Markkanal abgestorbener Äste (S. 140) und lebt in kleinen Kolonien. Hochzeitsflug im Spätsommer.

Camponotus Mayr.

Die drei deutschen Arten — die größten der heimischen Ameisen — lassen sich folgendermaßen unterscheiden:

1. Thorax, Stielchen und Beine rotbraun 2
„ „ „ „ tiefschwarz . . . C. pubescens Fb.
2. Vordere Hälfte des ersten Hinterleibsegments rotbraun; Hinterleib oben neben den langen Borsten nur sparsam mit kurzen, anliegenden Härchen besetzt . . . . . C. ligniperdus Ltr.
Das erste Hinterleibssegment ganz schwarz oder höchstens dem Stielchen zunächst mit einem kleinen, rotbraunen Flecken; Hinterleib oben reichlich mit anliegenden, kurzen Härchen besetzt C. herculeanus L.

C. pubescens Fb. ist eigentlich eine südliche Art und in Deutschland bis jetzt nur in der Pfalz (von Prof. Lauterborn) und im Elsaß bei Hagenau (von stud. phil. Strohl) gefunden. An der tiefschwarzen, matten Farbe ohne weiteres kenntlich; Länge 8 bis 14 mm. Liebt trockene, sonnige Gegenden und findet sich meist an kahlen Abhängen oder in der Ebene; nistet in alten Baumstrünken, in die er Gänge usw. meißelt, manchmal auch in Pfählen oder sogar in Balken von Häusern. Die Geschlechtstiere fliegen in der Mitte des Sommers (s. auch S. 57, Anmerkung).

C. ligniperdus Ltr. und herculeanus L. stellen nach Forel Rassen einer Art (herculeanus) dar, da Zwischenformen zwischen beiden (var. herculeano-ligniperdus) nicht selten sind. Auch biologisch verhalten sie sich ähnlich, indem beide schattiges Terrain aufsuchen. Nisten vorzugsweise in Bäumen, auch in lebenden Stämmen (vor allem in Koniferen) und können dadurch schädlich werden (S. 90 und 177); minieren aber auch Erdnester unter Steinen. Herculeanus liebt mehr das Gebirge, ligniperdus mehr die Ebene. Die Geschlechtstiere fliegen ziemlich früh, von Mai bis Juni, ohne Schwarmbildung.

Colobopsis Mayr.

Für die deutsche Fauna kommt nur eine Art in Betracht: C. truncata Spin. Länge 3 bis 5 mm; Färbung rotbraun, Hinterleib braunschwarz; Körper glänzend, nur der Vorderkopf sehr grob punktiert, gerunzelt und glanzlos. Arbeiter dimorph: Soldat mit scharf abgestutztem Vorderkopf; die konkave Stutzfläche von einem kreisförmigen scharfen Rand umgeben (Fig. 24 C, S. 41). Über die Funktion des Soldaten siehe S. 47. Nistet ausschließlich im Holz, das sie mit ihren kurzen, kräftigen Mandibeln sehr gut zu bearbeiten versteht (Fig. 35, S. 90). Eine besondere Vorliebe scheint sie für Nußbäume zu haben. Ist eigentlich eine südliche Art, und kommt auch in Deutschland nur in warmen Gegenden (Weinländern) vor.

Polyergus Latr.

Die einzige Art der Gattung, P. rufescens Latr. (die Amazone) gehört zu den schönsten Ameisen; ihr Kolorit ist ein helleres oder dunkleres Rotbraun, wie von gebrannter Terra di Siena; Länge 6 bis 8 mm. Sie lebt stets in gemischten Kolonien mit Formica fusca und rufibarbis, deren Puppen sie in wohlorganisierten Sklavenjagden raubt (S. 147 bis 151). Hochzeitsflug im Juli und August.

Lasius Fb.

In unserer Fauna neun Arten bzw. Rassen:

1. Tiefschwarz, stark glänzend und glatt, unbehaart L. fuliginosus Ltr.
   Weniger glänzend, oder glanzlos, Hinterleib stets fein anliegend behaart, Thorax braun, gelb oder gelbrot 2
2. Kopf und Abdomen schwarz, schwarzbraun oder braun 3
   Kopf, Abdomen und Thorax einfarbig gelb 4
3. Kopf und Abdomen schwarz oder schwarzbraun, Thorax bräunlich L. niger L. und alienus Foerst.
   Kopf und Abdomen schwarzbraun oder braun, Thorax rotgelb L. brunneus Latr. und emarginatus Oliv.
4. Kleinere Art, in der Größe sehr veränderlich (2 bis 4 mm), Schuppe des Stielchens niedrig, oben breiter als unten L. flavus de Geer.
   Größere Arten ($3^1/_2$ bis $4^1/_2$ mm), Schuppe hoch, oben schmäler als unten 5
5. Schuppe oben tief dreieckig eingeschnitten ($4^1/_2$ mm) L. bicornis Foerst.
   Schuppe oben nicht oder wenig ausgerandet ($3^1/_2$ bis $4^1/_2$ mm) L. umbratus Nyl. und mixtus Nyl.

L. fuliginosus Ltr. Die größte deutsche Lasius-Art von 4 bis 5 mm Länge. An der Größe, der tiefschwarzen Färbung und dem starken Glanz leicht zu erkennen. Zeichnet sich durch einen penetranten eigentümlichen Geruch aus. Verfertigt Nester aus starkem, braunem, brüchigem Karton, in alten hohlen Bäumen meist in der Nähe der Wurzeln oder in Baumstrünken oder auch in Erdhöhlen usw. (S. 94). Lebt in sehr volkreichen Kolonien; nährt sich größtenteils von Blattlaushonig, raubt aber zuweilen auch fremde Ameisenlarven und -puppen. Hochzeitsflug im Juni und Juli, abends oder auch zur Nachtzeit.

L. niger L. und alienus Foerst. Der Unterschied zwischen beiden besteht hauptsächlich in der Behaarung; bei niger sind Fühlerschaft und Tibien mit längeren abstehenden Haaren besetzt, die bei alienus fehlen; außerdem ist niger meist größer und dunkler gefärbt als letzterer; doch kommen Übergänge zwischen beiden, die Forel daher als Rassen einer Art betrachtet, vor. L. niger ist die gemeinste Ameise unseres Faunenbezirks; sie ist wenig wählerisch bezüglich des Nistplatzes und findet sich fast überall (in Gärten, Städten, Feldern, Wäldern, auf Wiesen, im Tal und im Gebirge usw.). Sie ist eine ausgezeichnete Erdarbeiterin, und errichtet über ihrem unterirdischen Neste dauerhafte, von Kammern und Gängen durchzogene Erdkuppeln (Fig. 33 A, S. 88) und häufig auch lange gedeckte Straßen zu Blattläusen usw., gelegentlich nistet sie auch in alten Strünken. L. alienus ist weniger gemein, verhält sich aber biologisch ganz ähnlich wie niger, nur liebt er mehr trockenes Gelände, z. B. die Heide. Hochzeitsflug im Juli und August, stets mit Schwarmbildung verbunden. Die Weibchen sind um ein Vielfaches größer als die Arbeiter und die Männchen.

L. brunneus Ltr. und emarginatus Ol. Stellen ebenfalls zwei Rassen einer Art dar, da Übergänge vorkommen. Die Unterschiede sind ohnehin nicht groß: bei brunneus sind Fühlerschaft und Tibien ohne, bei emarginatus dagegen mit abstehenden Haaren, ersterer ist ferner kleiner ($2^1/_2$ bis $3^1/_2$ mm), der Thorax mehr braungelb, nicht allzusehr abstechend von der Färbung des Kopfes und Abdomens; letzterer ist 3 bis $4^1/_2$ mm lang, und hat einen lebhaften, rotgelben Thorax, welcher sehr deutlich und scharf von dem dunkel gefärbten Kopf und Abdomen absticht. Brunneus lebt meist in alten Baumstrünken, oder unter Rinde, seltener in Häusern, Mauerspalten usw., während emarginatus gerade letztere Plätze bevorzugt. Hochzeitsflug wie bei niger und alienus.

L. flavus Fabr. Ist die kleinste der gelben Arten; selten ist die Färbung reingelb, meist Kopf und Abdomen ins Bräunliche gehend. Lebt vorzugsweise auf Wiesen, an Straßenrändern, in unterirdisch minierten Nestern, die unter Steinen angelegt und mit einer Erdkuppel bedeckt sind. Letzteres ist hier im Elsaß meistens der Fall; in sandigen (nördlicheren?) Gegenden findet man dagegen (nach Wasmann) diese Bauart nicht. Man kann die Erdkuppeln schon äußerlich dadurch von denen der obigen Lasius-Arten unterscheiden, daß sie keine Öffnungen besitzen. Flavus verläßt denn auch fast niemals sein Nest, er nährt sich ausschließlich von den Exkrementen der Wurzelaphiden (S. 112). Hochzeitsflug von Juli bis Oktober, mit Schwarmbildung. Weibchen wie bei den vorigen Arten relativ sehr groß.

L. umbratus Nyl., mixtus Nyl. und bicornis Foerst. Sind nach Forel Rassen einer Art. Unterscheiden sich von flavus durch die größere Gestalt, reinere dottergelbe Färbung und die Form der Schuppe. Die drei Rassen sind folgendermaßen gekennzeichnet: umbratus besitzt an den Tibien lange abstehende Haare, die dem mixtus und bicornis fehlen; bei mixtus ist die Schuppe oben nur wenig oder gar nicht eingeschnitten und der Thorax auf der Oberseite nur sparsam mit kurzen, aufrechten Borstenhaaren besetzt; bei bicornis dagegen ist die Schuppe tief, winklig eingeschnitten und der Thorax reichlich mit langen Borstenhaaren besetzt. Umbratus und mixtus sind häufig, bicornis dagegen ist sehr selten. Biologisch verhalten sich die drei Rassen übereinstimmend und ganz ähnlich wie flavus. Umbratus scheint Buschwerk und Wald den Wiesen vorzuziehen; ich fand ihn meistens an der Basis großer Bäume. Hochzeitsflug wie bei flavus.

Formica L.

1. Hinterrand des Kopfes tief ausgebuchtet, Färbung rot und schwarz. F. exsecta Nyl.

   Hinterrand des Kopfes gerade, Färbung rot und schwarz oder einfarbig schwarz 2

2. Vorderrand des Clypeus in der Mitte eingeschnitten. F. sanguinea Ltr.

   Vorderrand des Clypeus einfach gerundet, nicht eingeschnitten . . 3

3. Stirnfeld nur wenig von der Umgebung abstechend, d. h. matt, wenn letztere matt, und glatt und glänzend, wenn letztere glatt.

F. fusca L., cinerea Mayr., rufibarbis L. und gagates Ltr. Stirnfeld scharf von der Umgebung abstechend, d. h. glatt und stark glänzend bei matter Umgebung.

F. rufa L., pratensis de Geer. und truncicola Nyl.

F. exsecta Nyl. An dem tief ausgeschnittenen Hinterkopf leicht zu erkennen; auch die Schuppe ist an ihrem oberen Rande tief eingeschnitten; Länge 5 bis 7 mm; Thorax und Schuppe rot, Kopf braunschwarz mit wechselnden rotgefärbten Partien; Abdomen schwarz. Lebt vorzugsweise an Waldrändern, in Waldlichtungen usw.; errichtet „kombinierte Nester" (S. 91), d. h. baut aus vegetabilischen Materialien Haufen, die aber nie sehr groß werden und gewöhnlich flach gewölbt sind; neigt zur Bildung von Zweigniederlassungen (S. 71). Hochzeitsflug im Juni und Juli, ohne Schwarmbildung.

F. sanguinea Ltr. Die „blutrote Raubameise" zeichnet sich vor allen übrigen Formica-Arten durch den Einschnitt am Vorderrande des Clypeus sehr deutlich aus. Sie ist merklich kräftiger und größer als die vorige Art (Länge 6 bis 9 mm); in der Färbung dagegen stimmt sie mit ihr ziemlich überein (Vorderkörper hellrot, Kopf oft dunkler, Hinterkörper grauschwarz). Nistet gewöhnlich in Wäldern, besonders an Waldrändern; ihre Haufen, die aus ähnlich feinem Material wie bei exsecta bestehen, sind sehr unregelmäßig und werden nie sehr hoch; nicht selten fehlen die Haufen auch ganz und befindet sich das Nest unter einem Stein oder unter Geröll. Über den periodischen Nestwechsel und die Sommer- und Winternester siehe oben, Seite 83. Selten sind die Kolonien rein, meistens befinden sich in ihr noch mehr und weniger zahlreiche F. fusca- oder rufibarbis-Arbeiter als „Sklaven". Über die Gründung neuer Kolonien, die Sklavenjagden, das Zahlenverhältnis der Herren zu den Sklaven usw. siehe S. 147. Häufig findet man Myrmekophilen in den sanguinea-Kolonien, von denen Dinarda dentata und Lomechusa strumosa die wichtigsten sind. Letztere kann sehr verhängnisvoll für die Ameisen werden, indem durch ihre Anwesenheit das Aufziehen der gänzlich unbrauchbaren krüppelhaften Pseudogynen veranlaßt wird (S. 38, Fig. 21). Die Geschlechtstiere fliegen im Juni und Juli, ohne Schwarmbildung.

F. rufa L, pratensis de Geer und truncicola Nyl. Forel faßt die drei Formen als Rassen der „Waldameise" auf, da dieselben durch Zwischenformen (var. rufo-pratensis For. und truncicolo-pratensis For.) mit einander verbunden werden. Die typischen Formen lassen sich folgendermaßen unterscheiden: bei truncicola ist der Kopf zum größten Teil, der ganze Rücken mit dem Stielchen, und die vordere Hälfte des ersten Hinterleibsegments hellrot; bei rufa ist nur der Thorax und das Stielchen rot, während der Kopf zum größten Teil und der ganze Hinterleib schwarz ist; bei pratensis endlich ist auch der Vorder- und Mittelrücken in größerer oder geringerer Ausdehnung schwarz. Truncicola ist also die hellste, pratensis die dunkelste Rasse. Alle drei Formen sind haufenbauend; die Haufen von rufa sind hoch und stumpfkegelförmig und erreichen mitunter gewaltige Dimensionen (S. 92), jene von

pratensis niedriger und flacher, und die von truncicola endlich sind unregelmäßig (ähnlich denen von sanguinea) und meist an alten Baumstämmen oder Wurzeln errichtet. Die Nester der Waldameise enthalten ein ganzes Heer von Mitbewohnern (Myrmekophilen), die aber (mit Ausnahme des Symphilen Atemeles pubicollis) meist zu den indifferent geduldeten Gästen (den Synoeken) gehören. Besonders auffallend sind die großen weißen Goldkäferlarven (Cetonia floricola), die ihre Entwickelung regelmäßig hier durchmachen. Die Geschlechtstiere fliegen während des ganzen Sommers. Über die Koloniegründung von rufa und truncicola siehe oben Seite 68 und 145.

F. fusca L., rufibarbis F., cinerea Mayr. und gagates Nyl. Sind sämtlich als Rassen einer Art (fusca) anzusehen. F. fusca i. sp. ist einfarbig schwarz oder braunschwarz mit mattem Glanz; gagates ist ebenfalls einfarbig, aber noch reiner schwarz und mit starkem Glanz (auch das Stirnfeld glänzend); cinerea ist durch dicht anliegende Behaarung grau und besitzt meistens einen bräunlichen oder rötlichen Mittelleib; bei rufibarbis endlich ist der Mittelleib ganz oder wenigstens zum Teil rot gefärbt, Kopf und Abdomen dagegen schwarz oder bräunlichschwarz. F. fusca ist sehr furchtsam und wird infolgedessen von verschiedenen anderen Ameisen (Formica sanguinea, Pol. rufescens) als Sklavin benützt (Kapitel VII, 2). Ferner lassen sich die jungen Weibchen von F. truncicola und vielleicht auch von F. rufa in weisellosen fusca-Kolonien aufnehmen, um von ihnen ihre erste Brut sich aufziehen zu lassen. Auch rufibarbis dient vielfach als Sklavenameise. Die Nester von F. fusca und ihren Rassen sind unterirdisch, entweder rein miniert, oder unter Steinen, oder von einer Erdkuppel, oder von einem kleinen Haufen von vegetabilischen Materialien überdeckt. Die fusca-Kolonien sind gewöhnlich ziemlich volkarm, während cinerea sich meistens durch ihren großen Volkreichtum auszeichnet.

Literatur.

André, Ed., Spécies des Hymenoptères 2. Les Fourmis. Beaune 1881.
Forel, Aug., Les Fourmis de la Suisse. Zürich 1874.
Mayr, G., Die europäischen Formiciden. Wien 1861.
Wasmann, E., Verzeichnis der Ameisen und Ameisengäste von Holländisch-Limburg. In: Tijdschr. voor Entomologie 34, Seite 39 bis 64, 1891.

Namenregiſter.

A.

Adlerz, Gottfr., 10. 11. 16. 31. 36. 45. 54. 75. 104. 139. 143. 148. 153. 158.
André, Ed., 10. 11. 13. 41. 158. 212. 223.
André, Erneſt, 11. 31. 33. 41. 84. 104. 122. 137.

B.

Bates, W. H., 134. 135. 137.
Beccari, O., 189.
Belt, F., 102. 104. 112. 118. 122. 134. 137. 189.
Berleſe, A., 173. 175.
Bethe, Albr., 10. 11. 62. 190. 193. 194. 195. 196. 197. 198. 200. 201. 202. 204. 206. 209. 210. 211.
Beyer, O. W., 26. 31.
Bickford, Eliſabeth, 31.
Biro, L., 137.
Blochmann, F., 63. 64. 65. 79.
Bonnet 197. 198. 199.
Brauns, H., 105.
Brehm 190.
Breßlau, E., 30. 31.
Brues, Ch. Thomas, 175.
Büchner, Ludw., 190. 191. 209.
Buttel-Reepen, H. v., 54. 60. 63. 64. 65. 66. 67. 72. 73. 76. 79. 132. 137. 192. 208. 209.

C.

Chun 99.
Cobelli, R., 209.

D.

Dahl, Fr., 84. 104. 185. 189.
Darwin, Ch., 117. 155.
Delpino 112.
Dewitz, H., 26. 31. 50.
Diehl 86.
Doederlein, L., 217.
Doflein, Fr., 98. 99. 104.
Dufour, H., 210.
Dzierzon 50.

E.

Ebrard 63. 79.
Emery, C., 2. 10. 11. 18. 19. 22. 23. 31. 36. 37. 38. 39. 40. 42. 43. 48. 49. 51. 52. 53. 54. 61. 74. 75. 79. 117. 122. 128. 129. 130. 137. 189. 190. 209.
Ernſt, Chr., 79.
Eſcherich, K., 54. 171. 175. 176. 209.
Exner 192.

F.

Fabre, J. H., 158.
Fenger, W. H., 20. 31.
Fielde, Adele M., 5. 6. 8. 10. 11. 70. 77. 79. 128. 137. 138. 156. 158. 191. 192. 199. 202. 210.
Flourens 193.
Forel, Aug., 1. 2. 3. 4. 5. 9. 10. 11. 15. 16. 18. 21. 22. 23. 25. 27. 28. 29. 31. 32. 33. 36. 40. 44. 45. 47. 48. 50. 51. 53. 54. 57. 58. 59. 60. 61. 62. 63. 65. 66. 68. 69. 70. 71. 73. 76. 77. 78. 79. 81. 82. 84. 85. 86. 87. 88. 89. 90. 91. 92. 94. 95. 97. 102. 104. 105. 106. 109. 112. 113. 115. 117. 122. 123. 128. 131. 132. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 139. 140. 141. 142. 143. 148. 149. 150. 151. 153. 156. 157. 158. 176. 180. 184. 189. 190. 191. 192. 193. 194. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 204. 205. 209. 210. 212. 216. 219. 220. 223.
Freſenius 94.
Fürth, O. v., 27. 32.

G.

Göldi, E. A., 79. 95. 96. 99. 105. 120. 121. 123.
Gould, William, 10. 11. 137. 138.
Gounelle, E., 128. 138.
Green, E., 98. 105.
de Groot 179.

H.

Hagens, v., 57.
Heer, O., 46. 54.
Hertwig, O., 51. 161.
Heymons 17.

Hilzheimer, M., 16. 17. 32.
Holland 98. 99.
Holliday, Margaret, 30. 31. 32. 36. 43. 54. 70.
Holmgren, Nils, 187. 188. 189.
Huber, Jakob, 65. 76. 79. 120. 121. 123.
Huber, Pierre, 5. 10. 11. 38. 57. 60. 61. 62. 63. 72. 73. 76. 77. 79. 87. 105. 111. 112. 123. 133. 134. 137. 138. 139. 148. 149. 159. 194. 197. 199. 202. 205. 210.
Huth, E., 189.

J.

Jacobson, Elw., 99. 105.
Janet, Charles, 5. 7. 10. 11. 14. 17. 19. 20. 23. 24. 25. 26. 27. 30. 32. 60. 61. 63. 65. 66. 67. 70. 72. 73. 75. 76. 77. 78. 79. 117. 123. 125. 129. 138. 143. 159. 162. 165. 173. 174. 176. 192.
Jhering, H. v., 58. 66. 79. 81. 97. 105. 120. 121. 123. 128. 138. 186. 189.

K.

Karawaiew, W., 173. 176.
Karsten 189.
Knauer, Fr., 105.
Kraepelin, C., 26. 32. 191.
Kuhlgatz, Th., 188. 189.

L.

Lagerheim, G., 94. 105.
Latreille 136.
Lauterborn 219.
Lepeletier de St. Fargeau 62. 63. 79.
Lespès, Ch., 116. 123. 148.
Leuckart 50. 207.
Leydig, Fr., 28. 32.
Lincecum, Gideon, 117. 123. 187.
Lubbock, Sir John, 5. 10. 11. 24. 32. 47. 50. 54. 63. 70. 71. 79. 111. 114. 123. 136. 138. 192. 194. 197. 199. 200. 202. 204. 205. 206. 207. 210.
Ludwig, A., 188.
Lund 96. 112.

M.

Marshall, William, 190. 191. 207. 208. 210.
Mayr, Gustav, 10. 11. 20. 32. 57. 77. 80. 97. 105. 212. 223.
McClendon, J. F., 55.
McCook, H. Chr., 10. 11. 42. 45. 54. 63. 66. 71. 80. 89. 105. 113. 114. 117. 123. 124. 129. 133. 134. 136. 138. 140. 159. 194.
Meinert, Fr., 16. 23. 24. 25. 32. 94.
Meisenheimer, J., 188. 189.
Möller, Alf., 105. 118. 119. 120. 122. 123. 178. 189.
Moggridge, J. Tr., 110. 115. 116. 123.
Müller, Fritz, 105. 180. 181. 189.
Müller, W., 61. 80. 102. 105.

N.

Nüßlin, O., 178. 179. 189.

O.

Oudemans, J. Th., 94. 105.

P.

Pérez, Ch., 80.
Pergande, Theo, 176.
Piéron, H., 210.

R.

Rabl-Rückhard 28. 32.
Raciborski, M. v., 179. 189.
Reichenbach, H., 50. 54. 70. 80. 159.
Reimarus, Herm. Sam., 210.
Rettig, E., 186. 189.
Ridley 98. 99. 105.
Roger, Jul., 10. 11. 45. 55.
Romanes, G. John, 210.
Rumphius 189.

S.

Salomo 115.
Santschi 154.
Sarasin, Gebr., 99.
Savage 61. 128. 134. 135. 138.
Schaeffer, C., 206. 210.
Schenk 189.
Schimper, A. F. W., 105. 112. 119. 177. 178. 180. 181. 182. 183. 184. 185. 189.
Schoenichen, Walther, 210.
Schulz, Albert, 129. 130.
Schumann, K., 189.
Schupp, P. A. S. J., 130.
Semon, R., 125. 206. 210.
Siebold 50.
Silvestri, Fil., 159. 165. 176.
Smalian, C., 192. 210.
Smith, Fred, 10. 11.
Sternander, R., 187. 189.
Stoll, Otto, 3. 11.
Strohl 219.
Sykes, W. H., 123.

T.

Tanner 50. 55.
Thomann, Hans, 113. 123.
Tischbein 45. 55.
Treub 185.

U.

Ule, E., 89. 90. 105. 187. 189.

V.

Viehmeyer, H., 7. 8. 9. 12. 47. 50. 52. 55. 70. 72. 73. 80. 127. 210.

W.

Wasmann, E., 5. 6. 10. 12. 15. 16. 36. 37. 38. 41. 43. 45. 50. 51. 52. 55. 57. 62. 68. 69. 71. 76. 80. 82. 83. 97. 99. 105. 109. 110. 111. 112. 113. 114. 123. 126. 129. 130. 131. 132. 133. 136. 137. 138. 139. 140. 142. 143. 145. 146. 147. 148. 149.

150. 151. 152. 153. 155. 156. 157. 158. 159. 160. 162. 164. 165. 166. 167. 168. 169. 171. 172. 173. 174. 175. 176. 177. 190. 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 203. 204. 205. 206. 207. 208. 210. 211. 214. 221. 223.

Weismann, Aug., 39. 50. 51. 55.
Wettſtein, R. v., 180, 189.
Wheeler, W. M., 10. 12. 36. 37. 38. 41. 42. 43. 45. 47. 48. 50. 55. 59. 60. 63. 65. 67. 68. 69. 70. 72. 73. 74. 76. 78. 80. 105. 109. 118. 122. 123. 130. 135. 139. 140. 141. 142. 146. 155. 159. 174. 176. 179. 189. 190. 197. 211.
Wrougthon, R., 109. 129. 130. 138.

Y.

Yung, Em., 71. 80.

Sachregiſter.

Die mit * verſehenen Zahlen beziehen ſich auf die Figuren der betreffenden Seite.

A.

Aasinſekten 140.
Acacia spadicigera 180.
— sphaerocephala 180. 183*.
Acantholepis 35.
— frauenfeldi 86.
Acanthomyrmex 41. 103.
Acarinen 166.
Acromyrmex 87. 118. 122.
Aenictus 102.
— abeillei 37.
Afazien 178. 180. 181. 182. 183.
Alaopone 37.
Amaniten 120.
Amazonenameiſen 15. 131. 148. 199. 219.
Ameiſengrille 165.
Ameiſenreis 118.
Ameiſenſcharfrichter 173.
Amorphocephalus 171.
Amphotis 171.
Anergates 15. 16. 33. 35. 59. 75*. 153. 154. 155. 213. 214. 217.
— atratulus 153*. 154. 214.
Aneuretes 2.
Anochetus 38. 130.
Anomma 17. 61. 109. 134. 135.
— nigricans 37.
— rubellus 61.
— wilwerthi 39. 40*.
Anoplotermes 158.
Antennophorus 173. 174*.
— uhlmanni 176.
Aphaenogaster (ſ. auch Messor) 87. 115. 117. 164. 213. 217.
— subterranea 85. 217.
Aphiden 112. 113. 115. 142. 160. 161. 162. 178.
Apis mellifica 54.
Apocephalus pergandei 173.
Apterostigma 122.
Apterostigma pilosum 122.
— wasmanni 122.
Aristida stricta 117. 118. 187.
Armadillium 109.
Aſſel 164.
Atelura 165.
— formicaria 165*.
Atemeles 38. 51. 169*. 170. 172. 174. 208.
— paradoxus 168*.
— pubicollis 223.
Atta 17. 39. 46. 65. 85. 103. 110. 118. 120*. 122. 128. 178. 181. 185. 186.
— cephalotes 79. 123.
— discigera 177*.
— sexdens 58. 65. 79. 123.
— testaceopilosa 204.
Attinen 118. 122. 186.
Azteca 45. 93. 95. 97. 112. 181.
— barbifex 96*. 97.
— decipiens 97.
— instabilis 44*. 54. 93. 181.
— mülleri 181.
— olithrix 90.
— stalactitica 97.
— traili 90.
— trigona subsp. mathildae 95*.
— ulei 90.

B.

Baumwolle 179.
Beckia 164.
Betula nana 189.
Bienen 11. 27. 29. 30. 31. 49. 50. 53. 61. 62. 65. 69. 79. 81. 113. 114. 116. 123. 126. 208. 209. 210.
Blattläuſe 87. 104. 110. 111. 112. 131. 133. 142. 201. 207.
Boll-Weewil 179.
Borkenkäfer 177.
Bothriomyrmex 28. 77.

Bothriomyrmex meridionalis 27*.
Brachymyrmex 157.
— heeri 123.
— patagonicus 157.
— termitophilus 157.
Brenneſſeln 27.
Brocconiden 172.

C.

Camponotini (Camponotinen) 1. 2. 22. 26. 27. 49. 131. 212. 214.
Camponotus 5. 22*. 31. 35. 38. 39. 58. 87. 90. 95. 112. 128. 141. 177. 205. 214. 218.
— escherichi (maculatus r. oertzeni var.) 1.
— femoratus 90.
— fulvipilosus 19*.
— herculeano-ligniperdus (herculeanus var.) 219.
— herculeanus 63. 177. 219.
— inflatus 42. 115.
— ligniperdus 13*. 33*. 63. 64. 75*. 79. 177. 219.
— maculatus 1.
— — r. oertzeni var. escherichi 1.
— micans (rufoglaucus var.) 115.
— mus 128.
— oertzeni (maculatus r.) 1.
— pennsylvanicus 63.
— pubescens 57. 112. 177. 219.
— punctulatus subsp. termitarius 158.
— quadriceps 91. 185.
— rufipes 81.
— rufoglaucus var. micans 115.
— senex 97. 98. 99.
— termitarius (punctulatus subsp.) 158.
— vitreus 75*.
Cardiocondyla 36.
Carebara 49.
— vidua 35. 157.
Cecropia (Cecropien) 93. 180*. 181. 182*. 183. 184. 185.
Centaurea montana 179.
Cerapachyinae 48.
Cerapachys 2. 72. 73.
— augustae 55. 80.
Cercopis 112.
Cetonia floricola 143. 223.
Chalcididen 172.
Claviger 167*. 168. 169. 171.
Clavigeriden 171.
Cocciden 112. 115. 123. 161. 178.
Coccinelliden 111.
Colobopsis 40. 41. 47. 49. 55. 77. 82. 91. 127. 180. 214. 219.
Colobopsis abditus 41*.
— truncata 90*. 91. 140. 219.
Coluocera 164. 165.
Commoptera solenopsidis 172.
Cordia 89.
Crematogaster 21. 35. 49. 93. 95. 97. 112. 129. 141.
— alegrensis (victima subsp.) 157.
— biformis 41.
— difformis 93.
— schenki 97.
— victima subsp. alegrensis 157.
Cryptocerus 41. 141.
Cryptorrhynchus mangifera 179.
Cucujiden 164.
Cuphea 177*.
Cynips quercus-melleriae 114.
Cyphomyrmex 122.
— strigatus 119*.

D.

Dacetii 122.
Diacamma geometricum 75*.
Dichthadia 37.
Dimorphomyrmex 41.
Dinarda 165. 166. 222.
— dentata
— hagensi 168*.
Dinarden 165. 166.
Discopoma comata 173.
Dolichoderini (Dolichoderinen) 1. 2. 23. 26. 28. 49. 77. 212. 213.
Dolichoderus 28. 82. 95. 97. 141. 214. 218.
— attelaboides 97.
— quadripunctatus 93. 140. 212. 218.
Dorylini (Dorylinen) 1. 2. 23. 26. 31. 35. 37. 49. 60. 77. 84. 85. 102. 108. 126. 128. 134. 135. 176. 197.
Dorylus 54. 59. 61. 79. 102. 109. 135. 137.
— conradti 37*.
— helvolus 37.
Dorymyrmex pyramicus 141.
Duroia 184. 186.

E.

Ecitomyia wheeleri 172.
Eciton 2. 30. 31. 41. 46. 59. 73. 102. 169. 172.
— caroliniense 37.
— coecum 37. 135.
— foreli 102.
— hamatum 102.
— opacithorax 37.
— quadriglume 102.
— schmitti 37.

Eciton sumichastri 55. 80.
Ecitonen 73. 77. 102. 134.
Eiche 178.
Elasmosoma 172.
Elateriden 130.
Endospermum formicarium 91. 185.
Epipheidole inquilina 154.
Epitritus 17.
Epoecus 33.
— pergandei 154.
Ernteameiſe 89.
Eucharis 172.
Eutermes 158.
— fulviceps 157.

F.

Fichte 178. 179.
Ficus inaequalis 183*. 184.
Fliegen 172. 173. 174.
Forda 112.
Forelius foetidus 141.
Formica 5. 16*. 24. 35. 37. 41. 51. 55. 58. 60. 68. 69. 70. 71. 73. 74. 77. 87. 112. 141. 156. 172. 198. 208. 214. 221.
— ciliata 37.
— cinerea 50. 77. 147. 156. 222. 223.
— consocians 68. 146.
— exsecta 60. 70. 71. 82. 91. 92. 131. 156. 187. 221. 222.
— exsectoides 68. 70. 71. 82. 91. 146.
— fusca 36. 47. 50. 63. 64. 68. 69. 77. 85. 102. 136. 140. 141. 146. 147. 149. 151. 156. 204. 219. 222. 223.
— — var. subaenescens 149.
— — var. subsericea 68. 146. 149.
— gagates 222. 223.
— incerta 68. 146.
— integra 91.
— merdicola 97.
— microgyna 36. 68. 146.
— montigena 146.
— nasuta 115.
— nitidiventris 149.
— obscuripes 91.
— oreas 37.
— pallidefulva 36. 149.
— — var. schaufussi 149.
— pratensis 16*. 18. 38. 68. 70. 82. 92. 102. 103. 137. 141. 143. 147. 149. 156. 177. 198. 215. 222. 223.
— pressilabris 91. 156.
— rubicunda 38.
— rufa 31. 38. 51. 62. 66. 68. 69. 70. 71. 80. 82. 91. 92. 103. 131. 137. 143. 144. 147. 156. 163. 177. 179. 197. 204. 214. 215. 218. 222. 223.
Formica rufa var. rufo-pratensis 147. 222.
— — var. truncicolo-pratensis 222.
— rufibarbis 26*. 48. 77. 85. 141. 147. 149. 150. 151. 156. 193. 204. 219. 222. 223.
— rufo-pratensis (rufa var.) 147. 222.
— sanguinea 15*. 38*. 47. 48. 50. 55. 57. 60. 72. 73. 77. 80. 82. 91. 102. 108. 126. 129. 134. 136. 137. 141. 142. 146. 147. 148. 149. 150. 154. 156. 165. 173. 198. 199. 203. 204. 205. 207. 214. 218. 221. 222.
— schaufussi (pallidefulva var.) 149.
— subaenescens (fusca var.) 149.
— subsericea (fusca var.) 68. 146. 149.
— truncicola 45. 68. 76. 91. 146. 154. 222. 223.
— truncicolo-pratensis (rufa var.) 222.
— wasmanni 146. 154.
Formicidae (Formiciden) 1. 32. 54. 55.
Formicoxenus 36. 101. 143. 144. 158. 213. 215.
— nitidulus 36. 43. 54. 104. 143. 158. 215.

G.

Gallweſpen 114.
Gamaſiden 173.
Gigantiopsis destructor 131.
Gnoſtiden 171.
Goldkäfer 223.
Granatbaum 178.
Grünſpecht 177.

H.

Harpegnathus cruentatus 130.
Hausameiſe 46. 215.
Hemipteren 112.
Hetäriinen 171.
Hetaerius 167.
Heuſchrecken 130.
Hieracium 1.
Hiſteriden 164. 167. 171.
Homalota 164.
Honigameiſen 21. 85. 109.
Humboldtia laurifolia 183*. 184.
Hutpilz 120.
Hydnophytum 93. 185.
Hymenopteren 1. 16. 31. 32. 54.

J.

Imbauba 180. 189.
Iridomyrmex 93.
— cordatus 93. 185.
Jurinea 179.

K.

Kiefer 178.
Kollembolen 164.
Kompoſiten 179. 189.
Koniferen 178. 219.
Kruſtaceen 109.

L.

Lamprinus 164.
Lasius 3. 5. 35. 49. 50. 57. 59. 60. 63. 70. 74. 76. 77. 87. 88. 95. 103. 104. 112. 123. 131. 141. 171. 174*. 196. 197. 198. 214. 220.
— alienus 103. 112. 140. 141. 220.
— bicornis 220. 221.
— brunneus 87. 103. 112. 220. 221.
— emarginatus 87. 103. 209. 220. 221.
— flavus 57. 60. 82. 85. 112. 140. 156. 161. 173. 220. 221.
— fuliginosus 25. 29*. 60. 87. 94. 96. 103. 105. 109. 110. 111. 112. 123. 136. 140. 163. 176. 180. 187. 220.
— latipes 36. 55.
— mixtus 173. 176. 220. 221.
— niger 50. 63. 64. 66. 73. 81. 87. 88*. 103. 112. 117. 140. 156. 173. 198. 218. 220.
— umbratus 112. 140. 220. 221.
Lathridier 164.
Lepidopteren 112.
Lepisma 164. 165.
Lepismatide 165*.
Leptanilla 17.
Leptogenys 38. 59. 60. 73. 109.
— elongata 37*. 109. 123.
Leptothorax 5. 31. 35. 36. 39. 43. 58. 60. 70. 91. 101. 140. 144. 155. 180. 213. 217.
— acervorum 43. 155. 217.
— — var. muscorum 155. 217.
— affinis 93. 140.
— curvispinosus 155.
— emersoni 30*. 43*. 144*. 211.
— muscorum (acervorum var.) 155. 217.
— tuberum 217.
— — var. unifasciatus 217.
Linde 178.
Liometopum 189.
— microcephalum 94. 180.
Lobopelta 85.
Loelops oophilus 173.
Lomechon 171.
Lomechusa 37. 38. 51. 52. 55. 71. 167. 169. 170. 171. 174. 207. 208.
— strumosa 168*. 222.
Lomechusinen 171.
Lycaena argus 112.
Lycäniden 110. 112. 113. 161. 162.

M.

Maieta 186.
Mandarinenbaum 179.
Mangobaum 179.
Mauerbiene 140.
Melophorus 3.
— bagoti 114.
Membracis 112.
Mermis 42. 52. 53. 172.
Merophysia 164. 165.
Messor (Aphaenogaster) 39. 85. 103. 115. 117.
— aegyptiacus (barbarus var.) 115.
— arenarius 86. 115.
— barbarus 86. 110. 115. 116.
— — var. aegyptiacus 115.
— — var. striaticeps 115.
— striaticeps (barbarus var.) 115.
— structor 86. 104. 115. 116. 117.
Milben 71. 136. 173.
Mimeciton pulex 169*.
Monomorium 87. 143. 154. 157. 213. 215.
— decamerum 157.
— heyeri 157.
— pharaonis 215.
— termitobium 157.
Monotoma 164.
Mutilliden 48.
Myrmecia 2.
Myrmecina 213. 215.
— latreillei 215.
Myrmecocystus 34. 39. 40. 46. 54. 85. 108. 114. 115. 174*.
— altisquamis 81.
— bombycinus 41*. 46.
— hortus-deorum (melliger var.) 42*. 113.
— melliger 42. 85. 109. 113*. 114. 129.
— — var. hortus-deorum 42*. 113.
— viaticus 170*. 174.
Myrmecodia 93. 185.
— echinata 184*.
Myrmecophila 125. 165. 166.
Myrmedone 186.
Myrmedonia 163.
— funesta 163. 168*.
— humeralis 163.
Myrmica 21. 25. 36. 38. 51. 58. 87. 104. 112. 140. 141. 169*. 172. 188. 208. 213. 215.
— brevinodis 144*.
— laevinodis 26*. 55. 60. 103. 132. 216.
— — var. laevinodi-ruginodis 216.
— lobicornis 216. 217.
— rubida 131. 216.

Myrmica rubra 14*. 20*. 24*. 32. 73. 75*. 78. 138. 216.
— ruginodis 41. 63. 129. 216.
— rugulosa 216. 217.
— — var. scabrinodi-lobicornis 217.
— — var. scabrinodi-rugulosa 217.
— scabrinodis 41. 55. 103. 216. 217.
Myrmicini (Myrmicinen) 1. 2. 23. 26. 32. 49. 58. 68. 74. 77. 146. 212. 213.
Myrmoecia 163.

N.

Nematoden 172.
Neoponera villosa 43.
Notonecta 164.

O.

Odontomachini 13.
Odontomachus 38. 130.
— chelifer 43. 130.
— haematodes 42*. 43. 74*. 130*.
Oecodoma cephalotes 55.
Oecophylla 97. 98. 99. 100*. 104. 105.
— smaragdina 98*. 99. 105.
Oniscus 109.
Orange 178. 179.
Osmia rufa 105.
Oxypoda 164.
Oxysoma 125. 170.
— oberthüri 170*.

P.

Pachycondyla 38. 129. 174*.
— flavicornis 129.
— fuscoatra 43.
Pachylomma 172.
Paracletus 112.
Paraponera clavata 19*. 43.
Pauffiden 167. 171.
Paussus 167. 168*. 169. 170. 171.
— favieri 175.
— turcicus 175.
Pelodora janeti 172.
Pheidole 35. 40. 41. 46. 48. 49. 86. 117. 127. 154. 164. 168*. 171.
— absurda 43.
— ceres 36.
— commutata 42*. 43.
— lamia 143.
— megalocephala 204
— pallidula 41*.
— pusilla 46.
Pheidologeton 39.
— diversus 39*.
Phoriden 173. 174*. 175.
Plagiolepis 22*. 35. 115.
— trimenii 115.
Platyarthrus hoffmannseggi 164.
Platythyrea conradti 19*.
Pogonomyrmex 85. 87. 103. 117. 131. 140. 141.
— barbatus var. molefaciens 117.
— crudelis 117.
— imberbiculus 109.
— molefaciens (barbatus var.) 117.
— occidentalis 89. 117.
Polyergus 34. 41. 44. 45. 108. 131. 141. 148. 149. 151. 152. 155. 203. 214. 219.
— rufescens 15*. 38. 45*. 50. 60. 77. 149. 150. 151. 156. 219. 223.
— — subsp. bicolor. 149.
— — — — var foreli 149.
— — subsp. breviceps 149.
— — subsp. lucidus 149.
Polyrhachis 95. 97*.
— dives 97. 98. 99. 105.
— jerdonii 97.
— mayri 97.
— scissa 97.
— spinigera 97.
Polytrichum 188*.
— — strictum 188.
Ponera 36. 38. 59. 80. 212. 214.
— coarctata 74*. 75. 76. 78.
— contracta 85. 214.
— punctatissima 18. 36.
Ponerini (Ponerinen) 1. 2. 19*. 23. 26. 30. 35. 43. 48. 49. 55. 67. 69. 70. 72. 75. 76. 77. 78. 80. 84. 130. 212. 213.
Populus 180.
Proctotrupiden 170. 171. 172. 175.
Prozessionsraupen 27.
Prunus 180.
Pseudodichthadia 37.
Pseudomyrma 73. 74. 75. 82. 93. 181. 184. 198.
— arboris-sanctae 184.
— dendroica 184.
— flavidula 93.
— symbiotica 184.
— triplaridis 184.

Q.

Quedius brevis 164.

R.

Rindenaphiden 112.
Rosen 178.
Rozites gongylophara 119*. 120. 186.